

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFET DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNELLE DES ARBRES
SUR LA DENSITÉ ET PROFONDEUR D'ENRACINEMENT

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
CHELSEA ARCHAMBAULT

AOÛT 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Cette maîtrise, j'en rêvais. Ce fut avec beaucoup de détermination et de persévérance que je réussis à être acceptée. Ce n'était que le début d'un travail long et ardu, mais oh combien enrichissant puisqu'il représente un accomplissement.

Avant quiconque, je remercie mes directeurs Tanya Handa, Christian Messier et Alain Paquette pour leur disponibilité, conseils, enthousiasme et compréhension tout au long de cette maîtrise et surtout durant «le sprint de sprint» du mémoire. Tanya, je te remercie pour la confiance que tu me portes depuis le tout début, pour ton soutien technique et moral. Nos discussions et tes conseils judicieux m'ont permis de m'améliorer tout au long de ma maîtrise. Christian, merci d'avoir cru en moi et de m'avoir offert la possibilité de réaliser ce rêve, une maîtrise. Alain, je ne sais pas combien de fois je vais te remercier pour ton support et ton appui, mais je sais que ce ne sera jamais suffisant. Ton optimisme, ton enthousiasme et ta bonne humeur à toute épreuve m'ont convaincue de toujours persévérer. Merci d'avoir pris le temps de répondre à mes milliers de questions et de m'avoir orientée lorsque je me sentais perdue ! Sans toi, ce projet ne serait pas ce qu'il est aujourd'hui.

Je tiens également à remercier Alison Munson qui m'a accueillie à bras ouverts dans son laboratoire à Université Laval ainsi qu'à son équipe ; Marie Coyea, François Larochelle et Alain Brousseau. Grâce à eux, nous avons réussi à sortir ces 3744 échantillons de racines des congélateurs. Sans cet accueil, je n'aurais probablement

pas eu la chance de vivre «Québec». Rim Khelifa, ma partenaire de terrain et de laboratoire, merci d'avoir été là. Sans toi, probablement que je serai encore en train de laver des racines !

Un énorme merci à toutes les personnes qui m'ont aidée sur le terrain et dans le laboratoire dans la laborieuse tâche d'extraire les racines du sol : Sergio Martinez, Sebastien Vidalenche, Philippe Nantel, Nikolas Provost, Ziad Akra, Jean-Simon Houle et Edgar. Également, merci à Irene Teijeiro Parra, Juan Guarin, Jérémy Martel, Roxanne Maheu et Marie-Hélène Sauvé pour la minutieuse tâche de lavage de racine. Un merci spécial à Irene, mon amie, pour ton aide mais surtout pour ton amitié et ta joie de vivre.

Je tiens aussi à exprimer ma gratitude à Cornelia Garbe pour m'avoir éclairée dans ce projet par ces précieux conseils. Je remercie également les professionnels du CEF, en particulier Stéphane Daigle pour sa précieuse aide dans la réalisation des analyses statistiques.

Je tiens à souligner la contribution de Pierre-Marc Brousseau, Eugénie Potvin, Robin Beauséjour, Sara Bastien-Henri et de Kim Bannon pour leur aide et conseils. Un gros merci à mes acolytes «Mexicaines», Nuria Aquilué, Sophie Carpentier et Isabelle Laforest-Lapointe, pour tous les rires et sourires que vous m'avez apportés.

Pour terminer, je remercie du plus profond de mon cœur ma famille, en particulier mon père, c'est grâce à vous si j'ai réussi à accomplir un tel rêve. Vous m'avez soutenue durant ce long périple qu'ont été mes études. Le dernier merci est rempli d'amour et de sincérité ; Philippe, les mots ne suffisent pas à exprimer la chance que j'aie de partager ma vie avec toi et, sans toi, je ne serais sans doute pas en train de remercier tout ce beau monde.

Malgré le fait que cette aventure semble avoir été plutôt un travail de loup solitaire, je me rends compte en écrivant ces mots de remerciements à quel point vous avez été nombreux à avoir contribué à cette maîtrise. Mille mercis.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
0.1 Problématique	1
0.2 État des connaissances	4
0.3 Objectifs de recherche.....	10
CHAPITRE I	
FINE-ROOT PRODUCTION DECLINE WITH INCREASING FUNCTIONAL DIVERSITY COULD EXPLAIN THE OBSERVED OVERSTORY OVERYIELDING.....	
	15
1.1 Abstract	17
1.2 Introduction	19
1.3 Methods.....	25
1.3.1 Site description.....	25
1.3.2 Root sampling	27
1.3.3 Data analysis	31
1.4 Results	35
1.4.1 Mean rooting depth and mean root density	35
1.4.2 Effect of functional diversity and community weighed means.....	40
1.4.3 Net effect of biodiversity.....	45
1.5 Discussion	48
1.5.1 Exploring biological mechanisms to explain a positive above-ground diversity effect.....	48
1.5.2 Plant functional traits driving mean rooting depth and root density patterns	49

1.5.3 Alternative hypotheses explaining our results.....	52
1.6 Conclusion.....	55
CONCLUSION GÉNÉRALE	51
APPENDICE A	55
BIBLIOGRAPHIE.....	57

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
0.1	Les effets de la diversité sur la croissance des arbres s'expliquent soit par l'effet de complémentarité et/ou par l'effet de sélection. L'effet de complémentarité, par exemple, génère une meilleure utilisation des ressources par la partition de niches : un meilleur captage (et éventuellement utilisation) de la lumière (aérien) et des ressources du sol (eau, éléments). L'effet de sélection, par exemple, est la dominance locale d'une espèce avec un caractère particulier qui a un effet spécifique sur le fonctionnement d'un écosystème. Par exemple, à l'étage du bas (mécanismes biologiques), la partition de niches pour la capture de l'eau et des éléments dans le sol se fait via différents mécanismes biologiques comme la profondeur d'enracinement, la densité racinaire et la différence architecturale des racines entre les espèces. Tout effet de ces mécanismes biologiques pourrait indiquer comment le partitionnement des ressources contribue probablement à des effets de diversité.....	2
1.1	Belowground stratification in mixed communities occurs when functionally compatible species harbour niche complementarity effects and resource use efficiency such as nutrient/water via increased below-ground niche differentiation. The roots of the most diverse communities (above) explore a greater volume more intensely while less diverse communities or monocultures (below) use the same space and the same resources, and thus compete more. (Reproduced with permission (Paquette and Messier, 2013)).	24
1.2	Schematic representation of the experimental design at MAC (Tobner <i>et al.</i> , 2013), with permission), depicting the degree of species richness and functional diversity (FD) levels. Replication of FDclass with different combinations of species is represented by smaller squares.	27
1.3	Sampling plan, where numbers and letters represent the coordinates of each individual tree, and the red disks represent the position of soil cores located at the center of four trees in monocultures (X1, X2 and X4) and mixed cultures (X1 to X5). One meter distance between each sample.	28

1.4	Custom-made soil auger and a sample segmented and transferred in bags according to the soil stratum.....	29
1.5	Histogram of the vertical root distribution for one, two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). Error bars are standard deviation. The weighted mean depth for all communities is 13.57 cm and 13.60 cm, 13.58 cm and 13.54 cm for monocultures of two and four species-mixture, respectively. ABBA - <i>Abies balsamea</i> , LALA - <i>Larix laricina</i> , PIGL - <i>Picea glauca</i> , PIRE - <i>Pinus resinosa</i> , PIRU - <i>Picea rubens</i> , PIST - <i>Pinus strobus</i> , THOC - <i>Thuja occidentalis</i> , ACRU - <i>Acer rubrum</i> , ACSA - <i>Acer saccharum</i> , BEAL - <i>Betula alleghaniensis</i> , BEPA - <i>Betula papyrifera</i> and QURU - <i>Quercus rubra</i>	38
1.6	Histogram of the root mean density by layer for one, two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). The mean root density is 0.81 mg cm ⁻³ , 0.73 mg cm ⁻³ and 0.78 mg cm ⁻³ for monocultures, two and four-mixture species, respectively. See Fig. 1.5 for species acronyms.....	40
1.7	Net effect of biodiversity (D_T) on total root biomass (0 – 40 cm) by tree community for two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). D_T were calculated on mean species biomass in each mixture. Error bars are standard deviation. Levels of significance are ** $P \leq 0.01$; * $P \leq 0.05$; ° $P \leq 0.1$. ABBA - <i>Abies balsamea</i> , LALA - <i>Larix laricina</i> , PIGL - <i>Picea glauca</i> , PIRE - <i>Pinus resinosa</i> , PIRU - <i>Picea rubens</i> , PIST - <i>Pinus strobus</i> , THOC - <i>Thuja occidentalis</i> , ACRU - <i>Acer rubrum</i> , ACSA - <i>Acer saccharum</i> , BEAL - <i>Betula alleghaniensis</i> , BEPA - <i>Betula papyrifera</i> and QURU - <i>Quercus rubra</i>	47

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Table 1.1 Summary of results for mean rooting depth (models 1.1 and 1.2). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.....	36
Table 1.2 Summary of results for mean root density (models 1.1 and 1.2). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.....	37
Table 1.3 Summary of results for the mean rooting depth in relation of CWM indices (model 1.3). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.	42
Table 1.4 Summary of results for the mean rooting depth in relation of FD_t (model 1.3). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.	43
Table 1.5 Summary of results for the mean root density in relation of CWM indices (model 1.3). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.	44
Table 1.6 Summary of results for the mean root density in relation of FD_t (model 1.3). F-ratio, probability (<i>P</i> -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.	45

RÉSUMÉ

Prédire les conséquences de la perte de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème nécessite l'identification et la compréhension des mécanismes sous-jacents. L'un des principaux mécanismes proposés pour expliquer cette relation positive est la complémentarité de niches qui est basée sur la variation des traits fonctionnels. Cependant, peu d'études ont testé spécifiquement les effets de la diversité fonctionnelle sur le fonctionnement des écosystèmes, en particulier avec le système racinaire des arbres. Dans cette étude, nous étudions les patrons de croissance des racines (la profondeur d'enracinement, la densité des racines, et les traits fonctionnels des plantes associés) de douze espèces d'arbres provenant des forêts tempérées d'Amérique du Nord plantés dans un dispositif expérimental contrôlé qui sépare simultanément les effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle, afin évaluer un mécanisme possible pour expliquer les effets positifs de biodiversité rapporté sur la croissance aérienne des arbres. Nous nous attendions à ce que les mélanges auraient produit plus de racines et plus profondément via une colonisation plus efficace du volume de sol. Nous avons extrait les racines fines jusqu'à 40 cm de profondeur dans les monocultures et mélanges de deux et quatre espèces. Nous avons ensuite testé la profondeur moyenne d'enracinement, la densité des racines et l'effet net de diversité par rapport à la diversité spécifique et fonctionnelle avec des modèles de vraisemblance maximale restreinte. Ces modèles ont montré qu'il n'y avait (1) aucun effet de la richesse spécifique, (2) aucune différence dans la profondeur moyenne d'enracinement entre les monocultures et les mélanges de deux et quatre espèces, mais cependant (3) une diminution de la densité des racines avec une augmentation de la diversité fonctionnelle, expliqué principalement par les traits foliaires (surface foliaire spécifique (LMA) et le contenu en azote des feuilles (N_{mass})) et (4) il y avait un effet négatif et significatif de la diversité (moins de racines avec une augmentation de la diversité fonctionnelle; en moyenne -7,6%). Ces résultats suggèrent qu'une capture et une utilisation plus efficace des ressources du sol sont associées à une baisse de l'allocation au système racinaire avec l'augmentation de la diversité fonctionnelle dans les communautés d'arbres.

Mots clés : biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, effet net de diversité, complémentarité, racines-fines, interactions racinaires, IDENT

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 Problématique

La dégradation de la biodiversité générée par les activités anthropiques a provoqué un sentiment d'inquiétude face aux conséquences environnementales, sociales et économiques qui pourraient en découler (Balvanera *et al.*, 2006 ; Cardinale, 2012). Ainsi, la compréhension des changements de composition des communautés sur le fonctionnement des écosystèmes sollicite, depuis, de plus en plus d'intérêt en écologie (Loreau *et al.*, 2001 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Cardinale, 2012). Deux mécanismes mathématiques (Fig 0.1) ont été proposés afin d'expliquer comment des communautés diversifiées auraient des fonctions plus élevées que des communautés à une seule espèce, soit l'effet de complémentarité (ou partition de niche) et l'effet de sélection (ou d'identité) (Loreau, 1998).

Ces mécanismes mathématiques font nécessairement référence aux traits fonctionnels des espèces, c'est-à-dire les caractéristiques propres à un organisme qui influencent sa performance individuelle (Grime, 1998 ; Díaz and Cabido, 2001 ; Lavorel and Garnier, 2002). Deux hypothèses de Loreau *et al.* (2001) ont été avancées comme mécanismes biologiques permettant la complémentarité de niche: soit un meilleur captage (et éventuellement utilisation) de la lumière (aérienne) (Yachi and Loreau, 2007) et des ressources du sol (eau, éléments) (Fargione *et al.*, 2007). Par contre, des

exemples concrets qui démontrent l'existence de ces mécanismes biologiques restent à ce jour très peu documentés (Tobner *et al.*, 2013 ; Sapijanskas *et al.*, 2014).

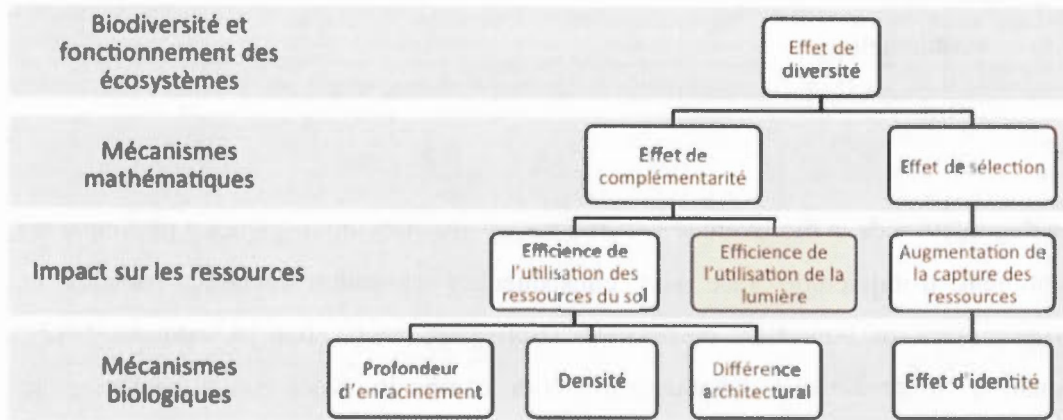


Figure 0.1 Les effets de la diversité sur la croissance des arbres s'expliquent soit par l'effet de complémentarité et/ou par l'effet de sélection. L'effet de complémentarité, par exemple, génère une meilleure utilisation des ressources par la partition de niches : un meilleur captage (et éventuellement utilisation) de la lumière (aérienne) et des ressources du sol (eau, éléments). L'effet de sélection, par exemple, est la dominance locale d'une espèce avec un caractère particulier qui a un effet spécifique sur le fonctionnement d'un écosystème. Par exemple, à l'étage du bas (mécanismes biologiques), la partition de niches pour la capture de l'eau et des éléments dans le sol se fait via différents mécanismes biologiques comme la profondeur d'enracinement, la densité racinaire et la différence architecturale des racines entre les espèces. Tout effet de ces mécanismes biologiques pourrait indiquer comment le partitionnement des ressources contribue probablement à des effets de diversité.

La diversité fonctionnelle, c'est-à-dire les différences fonctionnelles (traits) entre les espèces d'une communauté, émerge comme ayant un rôle d'une grande importance dans les processus régulant le fonctionnement des écosystèmes (Díaz and Cabido,

2001 ; Tilman *et al.*, 2001). En effet, elle permet de mieux comprendre comment les changements dans la composition des communautés affectent les processus écosystémiques puisqu'elle comprend la valeur et le nombre de traits des organismes présents dans un écosystème (Grime, 1998 ; Díaz and Cabido, 2001 ; Lavorel and Garnier, 2002). Les traits fonctionnels et leur diversité sont ainsi une façon de tester plus formellement les mécanismes biologiques découlant des processus écosystémiques.

La forêt est l'un des écosystèmes les plus importants de la Terre puisqu'elle supporte près de 80% de la biodiversité terrestre en plus de fournir des services essentiels à l'humanité et de réguler le climat (FAO, 2010). Pourtant seules quelques études observationnelles ont été menées sur les écosystèmes forestiers et la plupart de ces études ont rapportées une relation positive entre la diversité et la productivité (Lei, Wang and Peng, 2009 ; Paquette and Messier, 2011 ; Zhang, Chen and Reich, 2012 ; Vila *et al.*, 2013). Bien que nécessaires, ces études apportent des généralités et applications sur le terrain, mais elles sont limitées dans leurs habilités à isoler les mécanismes découlant des relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Reiss *et al.*, 2009). Ainsi, les dispositifs expérimentaux contrôlés afin d'isoler les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes sont essentiels pour comprendre l'impact des changements de composition des communautés sur le fonctionnement des écosystèmes (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007 ; Tobner *et al.*, 2013). De plus, les études sur le système racinaire des arbres en relation avec ces hypothèses sont pratiquement inexistantes. Une étude récente sur l'effet de la diversité des arbres sur la productivité souterraine a montré que la production de racines fines dans les cultures mélangées était plus élevée que dans les monocultures (Brassard *et al.*, 2011). Contrairement à cette dernière étude, Meinen *et al.* (2009)

n'ont pas observé d'augmentation de la biomasse racinaire dans les cultures de mélanges d'espèce. Selon Bolte and Villanueva (2006), la morphologie des racines fines et leur distribution spatiale apporteraient davantage d'information que la simple biomasse afin de mieux comprendre les interactions entre espèces.

En s'attardant à l'utilisation du volume de sol par le système racinaire de communautés d'arbres dans un dispositif expérimental contrôlé qui sépare simultanément les effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle, la présente étude pourra tester les hypothèses des mécanismes biologiques associé à la complémentarité de niche. La compréhension des mécanismes biologiques impliqués dans la relation entre la biodiversité et les processus écosystémiques associés aux systèmes racinaires, permettra de comprendre comment les arbres interagissent entre eux pour les ressources du sol (eau, éléments et espace) et de prédire les impacts écologiques de la perte de biodiversité.

0.2 État des connaissances

Les activités anthropiques modifient à l'échelle planétaire la composition des communautés biologiques et affectent conséquemment la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Hooper *et al.*, 2005 ; Cardinale *et al.*, 2011). Les écosystèmes terrestres sont principalement affectés par les changements d'utilisation des terres, comme l'agriculture et la déforestation (Vitousek, 1997). Ces

changements, par exemple, affectent directement les régimes de perturbations auxquels sont soumis les écosystèmes ainsi que les propriétés des sols, disponibilité en eau et nutriments (Cardinale *et al.*, 2012). La perte d'espèces, l'introduction d'espèces invasives et les transformations du fonctionnement des écosystèmes: productivité, séquestration de carbone, hydrologie des sols ou cycles des nutriments sont tous affectés par les activités anthropiques. Ces impacts générés par l'humain sur les écosystèmes peuvent se répercuter à l'échelle locale et globale (Hooper *et al.*, 2005) et modifier les services que procurent les écosystèmes aux populations humaines (Foley *et al.*, 2005). Les propriétés de l'écosystème dépendent fortement de la biodiversité c'est-à-dire des caractéristiques fonctionnelles des organismes, de leur abondance et répartitions dans le temps et l'espace (Hooper *et al.*, 2005). Ainsi, la compréhension du fonctionnement de l'écosystème est nécessaire pour une gestion responsable et la conservation des écosystèmes planétaires.

Les expériences sur l'effet de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes ont souvent été réalisées sur des communautés d'herbacées en conditions semi contrôlées, mésocosmes ou microcosmes (Díaz *et al.*, 2003 ; Cardinale *et al.*, 2011 ; Hooper *et al.*, 2012). Ces expérimentations ont manipulé le nombre d'espèces en maintenant une densité constante afin de tester l'effet de la biodiversité (Hooper *et al.*, 2005). Généralement, ces études ont montré une augmentation de la productivité en relation avec une augmentation de la diversité (Hooper *et al.*, 2005 ; Nadrowski, Wirth and Scherer-Lorenzen, 2010 ; Cardinale *et al.*, 2012 ; Zhang, Chen and Reich, 2012). C'est-à-dire que la productivité observée dans les mélanges d'espèces est supérieure à celle observée en monocultures. Pourtant les mécanismes sous-jacents de l'effet de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes restent peu compris (Cardinale *et al.*, 2012).

Selon Loreau (2000), la relation entre le taux des processus biologiques et la richesse spécifique est asymptotique en raison du chevauchement de niche et de la redondance fonctionnelle des espèces. Les espèces complémentaires occupent des niches écologiques différentes et ont des rôles fonctionnels complémentaires. À l'inverse, les espèces redondantes occupent les mêmes niches et ont des rôles fonctionnels similaires (Loreau, 2000). Ainsi, l'ajout d'une espèce appartenant à un groupe fonctionnel déjà présent dans une communauté augmentera sa redondance fonctionnelle. Ceci pourrait avoir pour effet d'assurer la résilience d'un écosystème, c'est-à-dire sa capacité à se réorganiser dans le temps suite à une perturbation ou à un stress (Holling, 1973).

L'utilisation d'une approche fonctionnelle basée sur les traits pour comprendre les mécanismes sous-jacents impliqués dans le fonctionnement des écosystèmes pourrait s'avérer plus efficace que la richesse spécifique. Les traits fonctionnels sont des caractéristiques propres d'un organisme qui ont une influence sur sa réponse face aux changements de son environnement (trait réponse) ou des effets sur les processus biologiques (trait d'effet) (Díaz and Cabido, 2001 ; Lavorel and Garnier, 2002 ; De Bello *et al.*, 2010). Ils incluent des traits morphologiques, physiologiques et phénologiques qui sont tous liés à leur performance évolutive (De Bello *et al.*, 2010). En effet, Hooper *et al.* (2005) mentionnent que le nombre d'espèces à lui seul ne permet pas de prédire complètement les propriétés des écosystèmes et des relations interspécifiques. Plusieurs études ont également constaté que la diversité fonctionnelle et sa composition jouaient un rôle prédominant dans le fonctionnement des écosystèmes (Tilman *et al.*, 1997 ; Díaz and Cabido, 2001). La diversité

fonctionnelle comprend la valeur et le nombre de traits des organismes présents dans un écosystème (Díaz and Cabido, 2001).

Cardinale *et al.* (2007) ont montré que dans 44 expériences de biodiversité avec des herbacées, les mélanges d'espèces produisaient en moyenne 1,7 fois plus de biomasse que les monocultures et étaient 79 % plus productives que la moyenne de toutes les monocultures. La biomasse des cultures en présence d'espèce dites « productives » avait connu une augmentation de 12 % en culture mixte comparativement à lorsqu'elles se trouvaient en monoculture. Cette différence de biomasse entre les monocultures et les mélanges provient de l'effet net de la diversité (Cardinale *et al.*, 2007). Un effet de diversité est l'écart entre le rendement des mélanges d'espèces à sa valeur attendu basé sur le rendement en monoculture et de l'abondance relative des espèces en mélange (Loreau and Hector, 2001).

Deux mécanismes mathématiques impliqués dans l'explication de l'effet de la diversité ont été proposés (Loreau, 1998) (Fig. 0.1). L'effet de sélection, proposé par Loreau (1998), stipule que la dominance locale d'une espèce avec un caractère particulier aura un effet spécifique sur le fonctionnement d'un écosystème (Loreau *et al.*, 2001). Des espèces très productives, par exemple, vont avoir pour effet d'augmenter la productivité totale d'une communauté quand elles sont présentes dans le mélange. Cette idée est une conséquence directe de l'hypothèse des ratios de masses de Grime (1998) qui propose que le fonctionnement de l'écosystème est déterminée par les caractéristiques de l'espèce dominante. Ainsi, les communautés diversifiées sont plus susceptibles de contenir des espèces avec des caractères particuliers qui auront un effet sur les processus (Loreau *et al.*, 2001). Dans le cas de

la productivité d'une communauté, la production primaire augmente avec la biodiversité puisqu'il y a plus de probabilité d'y retrouver des espèces « productives » (Grime, 1998 ; Díaz and Cabido, 2001 ; Diaz *et al.*, 2007). La composition fonctionnelle de la communauté va donc influencer les processus biologiques. La présence par exemple d'un groupe fonctionnel apte à fixer l'azote (élément souvent limitant), comme les légumineuses va produire un effet sur la productivité (Tilman *et al.*, 1997).

La complémentarité des espèces, deuxième mécanisme mathématique proposé (Loreau, 1998) (Fig. 0.1), découle des différences interspécifiques (partition de niche) et de leurs interactions spatiales et temporelles au niveau des besoins nutritifs, ainsi que de l'utilisation de l'habitat entre les espèces (Loreau and Hector, 2001). Des communautés diversifiées sont alors plus en mesure de combler toutes les niches d'un habitat hétérogène selon leurs besoins (Cadotte, 2011). Conséquemment, l'effet de complémentarité entraîne une coexistence stable interspécifique et une augmentation de la performance au-dessus de ce qui est attendu par une seule espèce (Loreau and Hector, 2001 ; Mulder, Uliassi and Doak, 2001). Ainsi, une plus grande diversité au sein d'une communauté augmente les différences fonctionnelles entre les espèces, diminuent la compétition entre-elles, et mènent à une utilisation plus efficace des ressources. Si toutes les espèces présentes dans un écosystème ont des niches complémentaires, elles contribuent ainsi à un meilleur rendement des processus écosystémiques.

Très peu d'études se sont consacrées à la relation entre la productivité et la biodiversité dans les écosystèmes forestiers en raison de leur taille, leur complexité, du cycle de vie des arbres pouvant s'étendre sur plusieurs décennies, et des

manipulations ardues (Brassard *et al.*, 2011). Les interactions racinaires des arbres en relation avec la biodiversité ont été très peu documentées. En effet, la majorité des expériences de biodiversité à ce jour ont eu lieu sur les herbacées et les composantes aériennes (biomasse, interception de la lumière, etc.) puisque les paramètres peuvent y être plus facilement contrôlés et mesurés (Loreau and Hector, 2001 ; Hector *et al.*, 2002).

Selon Helmisaari *et al.* (2002) la production de la biomasse souterraine représente entre 43 et 60% de la production annuelle totale primaire nette dans les écosystèmes forestiers. Paquette and Messier (2011) ont réussi, à partir des données de parcelles permanentes forestières, à étudier et suggérer la complémentarité comme étant un des mécanismes découlant de la relation de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème. En effet, ils ont démontré un effet positif de la diversité fonctionnelle sur la productivité des arbres par effet probable de complémentarité. Ils relatent le manque d'information sur les traits racinaires des arbres qui auraient pu avoir un impact important sur les résultats en raison de leurs importances dans la dynamique des forêts et de l'utilisation des ressources (Fargione *et al.*, 2007).

Les racines des arbres et végétaux emmagasinent des quantités considérables de carbone et de nutriments. Ils jouent donc un rôle important dans la dynamique de ces éléments des écosystèmes forestiers. La connaissance de la biomasse racinaire et de sa dynamique est aussi essentielle pour une compréhension détaillée de la répartition et de l'utilisation des ressources du sol et du carbone dans les écosystèmes forestiers (Cairns *et al.*, 1997). L'investigation des systèmes racinaires des arbres en milieu naturel est limitée puisque l'excavation peut être difficile et aussi à cause de leur

complexité. La complexité est une caractéristique d'un système composé de plusieurs éléments comme l'architecture du système racinaire et la composition du sol qui sont interdépendant et interagissent entre eux (Levin, 2005). Les racines ont deux fonctions essentielles pour la survie des plantes soient l'acquisition des ressources du sol et l'ancrage (Atkinson, 2000). L'acquisition des ressources est intimement liée à l'exploration du sol. Ainsi, la présence de biomasses racinaires peut être utilisée comme proxy de l'efficacité de captage des ressources. L'efficacité locale de l'exploration du sol est quant à elle liée à la configuration de l'embranchement et la distribution des racines dans l'espace et le temps (Fitter, 2005). Les racines longues, par exemple, ont une plus grande capacité à conduire l'eau par unité de longueur dans le sol humide et possiblement l'absorption des nutriments (Eissenstat, 1991). Ainsi, les changements dans l'architecture des systèmes racinaires informent sur les stratégies d'acquisition des ressources et les fonctions de transport du système racinaire.

0.3 Objectifs de recherche

Initialement, l'objectif général de la présente étude était d'identifier et de distinguer les mécanismes mathématiques (complémentarité et effet de sélection) impliqués dans de l'effet net de la diversité associé aux systèmes racinaires des communautés dans une expérience de biodiversité avec 12 espèces d'arbres indigènes plantés selon deux gradients de diversité (spécifique et fonctionnelle).

Le premier sous-objectif (initial) consistait à observer à l'échelle d'une communauté comment celle-ci exploitait un volume de sol afin de vérifier s'il y avait une plus grande exploration du volume avec l'augmentation de la diversité. Dans le cadre de ce projet, la présence de racines et le volume total exploré étaient utilisés comme mesures de l'efficience (proxy) de captage des ressources.

Le second sous-objectif (initial) consistait à observer à l'échelle des espèces et du voisinage s'il y avait adaptation locale des racines, via des changements au niveau des traits fonctionnels (densité, profondeur, longueur spécifique, diamètre et patron d'embranchement) entre les espèces pour expliquer le mécanisme ou les mécanismes sous-jacents impliqués (i.e. plasticité ou spécialisation entraînant potentiellement une meilleure partition de niche localement).

Ces objectifs n'ont pas pu être répondu parce que l'identification et la distinction des mécanismes mathématiques nécessitent l'identification des racines fines à l'espèce. Les racines provenant des communautés de deux espèces composées de conifère-feuillu ont pu être identifiées. Alors que dans les mélanges de quatre espèces, les racines de conifères ont été séparées des racines de feuillus. Seules les communautés composées de feuillu-feuillu et conifère-conifère n'ont pas pu être identifiées. Ces données seront traitées ultérieurement. De plus, le second sous-objectif n'a pu être répondu en raison de l'ampleur du travail requis. Néanmoins, les données des traits racinaires ont tout de même été récoltées et comptabilisées et seront traitées ultérieurement (voir APPENDICE A).

Cette étude vise maintenant à étudier les patrons de croissance des racines (la profondeur d'enracinement, la densité des racines et des traits fonctionnels des plantes associés) de douze espèces d'arbres provenant des forêts tempérées d'Amérique du Nord plantés dans un dispositif expérimental contrôlé qui sépare simultanément les effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle, afin d'évaluer un mécanisme possible pour expliquer les effets positifs de biodiversité rapportés sur la croissance aérienne des arbres. Ainsi, nous avons vérifié que dans des conditions uniformes et contrôlées, au niveau des communautés, deux mécanismes biologiques liés à la complémentarité sont possibles, ou une combinaison des deux.

Notre hypothèse principale était qu'une utilisation plus intensive ou un plus grand volume du sol par le système racinaire sera observé dans les communautés en relation d'un gradient de diversité croissante.

L'étude est présentée dans le premier chapitre de ce mémoire sous forme d'article scientifique, en anglais, qui sera soumis pour publication ultérieurement. Ce projet de recherche s'insère dans le projet d'expérience de biodiversité avec des arbres «International Diversity Experiment Network with Trees» (IDENT). Afin d'atteindre cet objectif, plusieurs carottes de sol ont été prélevées dans les communautés d'une, deux et quatre espèces d'arbres. Les racines fines y ont été extraites afin d'obtenir la distribution de la biomasse racinaire dans un profil de sol de 0 à 40 cm de profondeur. Nous avons ainsi généré les premiers résultats sur le système racinaire d'une expérience de la biodiversité avec des arbres destinés à tester les effets de la diversité fonctionnelle dans les communautés d'arbres, indépendants de la richesse en espèces. Ces résultats contribueront à la compréhension des mécanismes biologiques impliqués dans la relation entre la biodiversité et les processus écosystémiques.

associés aux systèmes racinaires et permettront de comprendre comment les arbres interagissent entre eux pour les ressources du sol (eau, éléments et espace).

CHAPITRE I

FINE-ROOT PRODUCTION DECLINE WITH INCREASING FUNCTIONAL DIVERSITY COULD EXPLAIN THE OBSERVED OVERSTORY OVERYIELDING

Chelsea Archambault¹, Alain Paquette¹, Christian Messier^{1,2}, Tanya Handa¹

¹ Center for Forest Research (CEF), Université du Québec à Montréal

² Institut des Sciences de la Forêt Tempérée (ISFORT), Université du Québec en
Outaouais

1.1 Abstract

Predicting consequences of the effects of biodiversity loss on ecosystem functioning requires the identification and understanding of the underlying mechanisms. In this study, we look at root growth patterns of twelve North American temperate tree species planted in a biodiversity experiment of varying species richness and functional diversity, to assess a possible mechanism for previously reported positive net biodiversity effects on above-ground tree growth. We expected (1) to find a vertical stratification of roots in mixture plots and (2) that mixtures would tend to produce more roots via a more efficient colonization of the below-ground environment. Fine roots were sampled from 0 to 40 cm depth in monocultures and two and four-species mixtures and mean rooting depth and root density were tested in relation to the specific and functional diversity. As well, we tested which plant functional traits best explained rooting depth and root density. Our models show (1) no effect of species richness on rooting depth or root density, (2) no difference in mean rooting depth between monoculture, two and four-species mixtures, however (3) root density decreased with an increase in pre-defined classes on functional diversity (at age 0 using a vast set of traits), (4) a decrease in the density of roots with increasing functional diversity was explained mainly by leaf economic traits (LMA and Nmass) and (5) there was a significant negative net diversity effect (fewer roots; mean - 7.6%). These new findings suggest that a more efficient capture and use of soil resources associated with a declining allocation to the root system with increasing functional diversity in tree communities could be linked to niche complementarity.

Keywords: biodiversity, ecosystem functioning, diversity effects, complementarity, fine roots, root interactions, IDENT

1.2 Introduction

Awareness about the high rate of species extinction since the late 20th century has generated growing concerns about the impact of this loss on ecosystem functioning. Consequently, much research effort has gone towards understanding the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (Hooper *et al.*, 2012). In the last two decades, experiments on biodiversity effects on ecosystem functioning were often performed in herbaceous communities in semi controlled conditions in microcosms or mesocosms (Tilman *et al.*, 1997 ; Díaz *et al.*, 2003 ; Cardinale *et al.*, 2012 ; Balvanera *et al.*, 2013). These experiments manipulated the number of species by maintaining a constant density in order to test the effect of biodiversity (Hooper *et al.*, 2005). Generally, these studies have shown an increase in productivity in relation to an increase in diversity (i.e. overyielding or positive diversity effect) (Hooper *et al.*, 2005 ; Nadrowski, Wirth and Scherer-Lorenzen, 2010 ; Cardinale *et al.*, 2012 ; Zhang, Chen and Reich, 2012). Yet the underlying biological mechanisms of biodiversity effects on ecosystem functioning remain poorly understood (Cardinale *et al.*, 2012).

Two mathematical mechanisms involved in the explanation of the biodiversity effect were proposed (Loreau, 1998). The selection effect states that the local dominance of a species with a particular character has a specific effect on the functioning of an ecosystem (Loreau *et al.*, 2001). Highly productive species, for example, will have the effect of increasing the total productivity of a community. This idea is a direct consequence of the mass ratio hypothesis (Grime, 1998) which proposes that ecosystem functioning is determined by the traits of the dominant species. The complementarity effect, the second mathematical mechanism, results from

interspecific differences (spatial and temporal interactions) and combines both niche partitioning and facilitation between species (Loreau and Hector, 2001). Diverse communities are more likely to occupy every niche of a heterogeneous habitat (Cadotte, 2011). Consequently, the complementarity effect leads to a more stable coexistence and an increased performance of species mixtures above what is expected from a simply additive performance of species (Loreau and Hector, 2001 ; Mulder, Uliassi and Doak, 2001).

Two hypotheses (Loreau and Hector, 2001) have been advanced to explain niche complementarity in plants: a better capture (and possibly use) of light (aerial) (Yachi and Loreau, 1999) and soil resources (water, elements) (Fargione *et al.*, 2007). However, concrete examples of how complementarity occurs remain to this day rarely documented (Garbe, 2014 ; Sapijanskas *et al.*, 2014). These biological mechanisms are nevertheless important in understanding the underlying mechanisms of diversity effects. As applied to tree root systems, the partitioning of niches could lead to a higher total root biomass in mixed forests compared to their respective component monocultures, as often found for above-ground biomass (Garbe, 2014). For example, the roots of some tree species could penetrate different depths, exploring additional volume, or using different patches of soils more intensively for different chemical or other resources (niche differentiation; e.g. the organic vs. mineral layers) (Loreau, 1998 ; Pate and Bell, 1999 ; Ewel and Mazzarino, 2008). Indeed, numerous studies have documented that species occupy different rooting depths (Mamolos, Elisseou and Veresoglou, 1995 ; Jackson *et al.*, 1996 ; Mamolos and Veresoglou, 2000) which could lead to more stable coexistence (Fargione and Tilman, 2005). However, other studies have not found such differentiation (Meinen *et al.*, 2009), and species-specific rooting depths are notoriously difficult to tease

apart from site effects in natural settings where species tend to grow on different soils (Brassard *et al.*, 2011 ; Tobner, Paquette and Messier, 2013).

Diversity effects, via either the complementarity or selection effect, are understood to be associated to the diversity of functional traits within particular plant communities (Cadotte, 2011 ; Handa *et al.*, 2014). Functional traits are specific characteristics of an organism which influence its response to changes in its environment (response traits) or effects on biological processes (effect traits) (Díaz and Cabido, 2001 ; Lavorel and Garnier, 2002 ; De Bello *et al.*, 2010). They include morphological, physiological and phenological traits that are associated with their scalable performance (De Bello *et al.*, 2010). Functional traits can be grouped and represented as axes of trait variation, assumed to be indicative of species strategies for resource acquisition and allocation (Westoby *et al.*, 2002 ; Reich, 2014). Four main axes, or “spectra”, have been identified, including leaf (Wright *et al.* 2004), wood (Chave *et al.*, 2009), root (Reich, 2014) and seed economics (Moles *et al.*, 2007). It has recently been suggested that these spectra may be related among themselves, constituting a ‘plant economics spectrum’ defined by a trade-off between fast- and slow-growing strategies (Reich, 2014). However, much less is known for roots, although traits such as specific root length, diameter or branching index can help us understand functional processes such as resource acquisition and thus interactions between species (Bolte and Villanueva, 2006). For example, exploration of the soil is related to the configuration of the branching pattern and thus root distribution in space and time (Fitter, 2005). Long roots, for example, have a greater ability to drive water per unit length in moist soil and possibly nutrient absorption (Eissenstat, 1991) and by changing root architecture, plants can adapt their use of water and nutrients according to the spatial and temporal distribution of resources (Fitter, 2005).

Few biodiversity experiments with trees have been done where biodiversity effects can be distinguished and measured due to challenges associated to tree size, forest community complexity and life cycles that can span several decades (Brassard *et al.*, 2011 ; Tobner *et al.*, 2013). Even less is known about how forest trees directly interact with each other belowground and compete for limiting soil resources, i.e. if they partition space or nutrients to reduce interspecific competition. However, belowground biomass represents between 43 and 60% of total annual net primary production in forest ecosystems and tree roots store large amounts of carbon and nutrients and play an important role in the dynamics of these elements of forest ecosystems (Cairns *et al.*, 1997). Whereas coarse roots are responsible for anchorage, transport and storage, fine roots actively absorb nutrients and water and thus contribute largely to trees competitive ability and overall performance (Atkinson, 2000). The few existing biodiversity studies on roots show mitigated results making generalizations difficult. In herbaceous communities, several studies have reported that root biomass was positively correlated with diversity (Cardinale *et al.*, 2007). However, in the handful of available studies on forest ecosystems, negative (Bolte and Villanueva, 2006), neutral (Meinen, Hertel and Leuschner, 2009); and positive (Lei, Scherer-Lorenzen and Bauhus, 2012) diversity effects on fine root biomass were reported. These studies compared roots from mixed forest stands or mixed plots with their respective monocultures.

The present study aimed to explore root growth patterns (rooting depth, root density and associated plant functional traits) of twelve North American temperate tree species planted in a biodiversity experiment of varying species richness and functional diversity, to assess a possible mechanism for previously reported positive

net biodiversity effects on above-ground tree growth (Garbe, 2014). We tested that under uniform controlled conditions, at the community level, two biological mechanisms linked to complementarity are possible, or a combination of both, corresponding to the following framework (Fig. 1.1). We also sought to identify particular plant functional traits that may be associated with rooting depth and rooting density of trees.

Our main hypothesis was that a greater or more intensive use of the soil volume by the root system will be observed in communities along an increasing diversity gradient, which would result in the following :

- i. Mean rooting depth (cm) will increase in relation to an increase in the diversity of tree communities (a greater volume of soil is used).
- ii. Mean fine root density (mg cm^{-3}) will increase in relation to an increase in the diversity of tree communities.

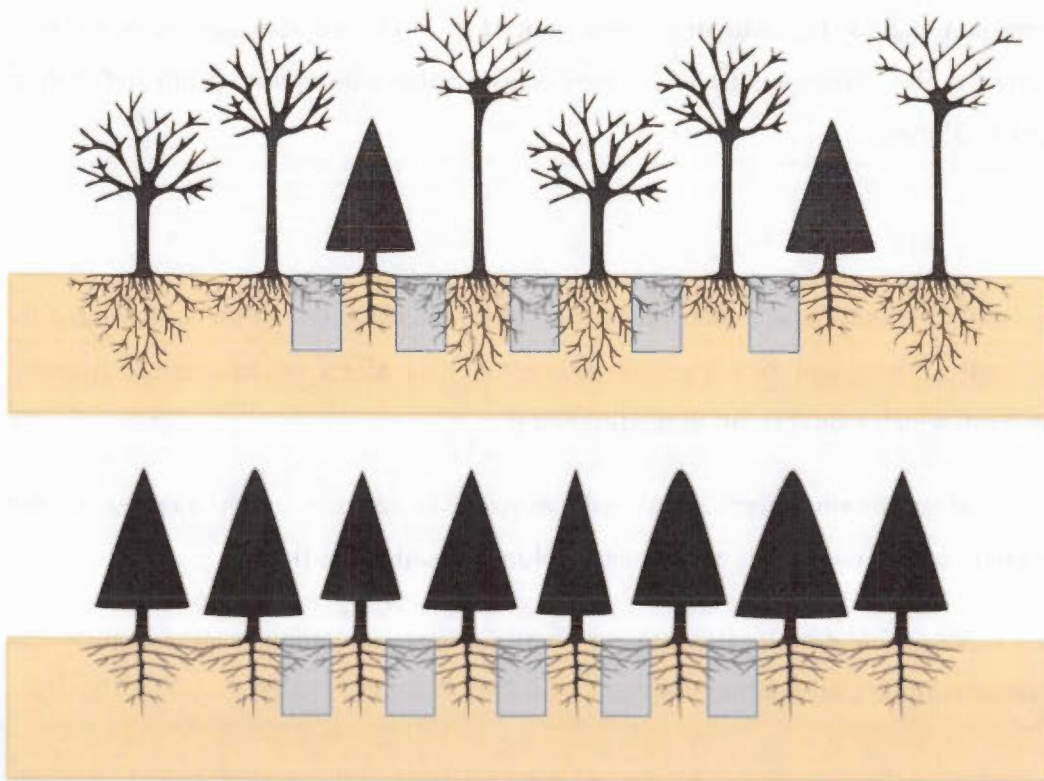


Figure 1.1 Belowground stratification in mixed communities occurs when functionally compatible species harbour niche complementarity effects and resource use efficiency such as nutrient/water via increased below-ground niche differentiation. The roots of the most diverse communities (above) explore a greater volume more intensely while less diverse communities or monocultures (below) use the same space and the same resources, and thus compete more. (Reproduced with permission (Paquette and Messier, 2013)).

1.3 Methods

1.3.1 Site description

The IDENT-Montreal tree biodiversity experiment, where trees were planted in 2009 on a former agricultural field that has been intensively managed for several decades, is located in Ste-Anne-de-Bellevue (Lat: 45.4247 Long: -073.939, alt. 39m), near Montreal, Québec, Canada. The site has an area of 0.6 ha and contains about 9500 trees of the 12 species native to North American temperate forests (the experiment includes more plots and species not used here; see www.treedivnet.ugent.be/ExpIDENT for more). The species pool, covering a wide range of functional traits, includes five broadleaf species: *Acer saccharum*, *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis*, *Betula papyrifera* and *Quercus rubra* as well as seven conifers: *Abies balsamea*, *Larix laricina*, *Pinus strobus*, *Pinus resinosa*, *Picea glauca*, *Picea rubens* and *Thuja occidentalis*. Mean annual precipitation is 963 mm with a mean annual temperature of 6.2 °C (climate.weatheroffice.gc.ca). The soil consists of a 20 to 70 cm sandy layer over a heavier clay layer (soil texture (%) was obtained by decantation at the plot level for the 30-40 cm layer). The area is relatively flat and precise elevation was also measured (microtopography) at the plot level using standard surveying equipment (cm; total station theodolite), to account for minor depressions and bumps. A fence to protect against herbivory surrounded the experimental site and all plots were regularly weeded manually to keep them free of any herbaceous competition.

The experimental design has been described previously by Tobner *et al.* (2013) and is part of the International Diversity Experiment Network with Trees (IDENT) that includes several sites in North America and Europe. Briefly, the design permits to evaluate the effect of functional diversity (FD) independently of species richness (SR) on ecosystem functions (Fig. 1.2). Treatments consist of experimental square plots where trees were planted (8×8), at 50 cm spacing. A variation of the diversity between treatments followed two gradients: species richness (SR; a measure of the number of species) and functional diversity (FD). The species richness gradient included monocultures of all 12 species, 14 combinations of two-species mixtures and ten combinations of four-species mixtures (Tobner *et al.*, 2013). Each community was replicated four times (blocking design) for a total of 144 plots. Within plots, trees in mixtures were planted at random with restrictions (at least two of the eight neighbors had to be different species). Planting patterns within plots were repeated and randomly distributed within blocks. The FD gradient was implemented at each level of species richness (two and four) and was rated on a scale of one to eight depending on the degree of *a priori* functional diversity (low to high; hereafter FD_{class}). The FD_{class} calculation *a priori* was based on 12 above- and belowground traits to ensure the inclusion of traits linked to several ecosystem processes (Tobner *et al.*, 2013). These traits included maximal tree height, growth rate, wood density, seed mass, wood decomposition rate, rooting depth, fine root diameter, mycorrhization type, specific leaf area, leaf longevity, mass-based leaf nitrogen and leaf size. Replication of two classes of functional diversity with different species combinations can increase the resolution for a comparative analysis in the effect of functional diversity vs. species diversity (Fig. 1.2).

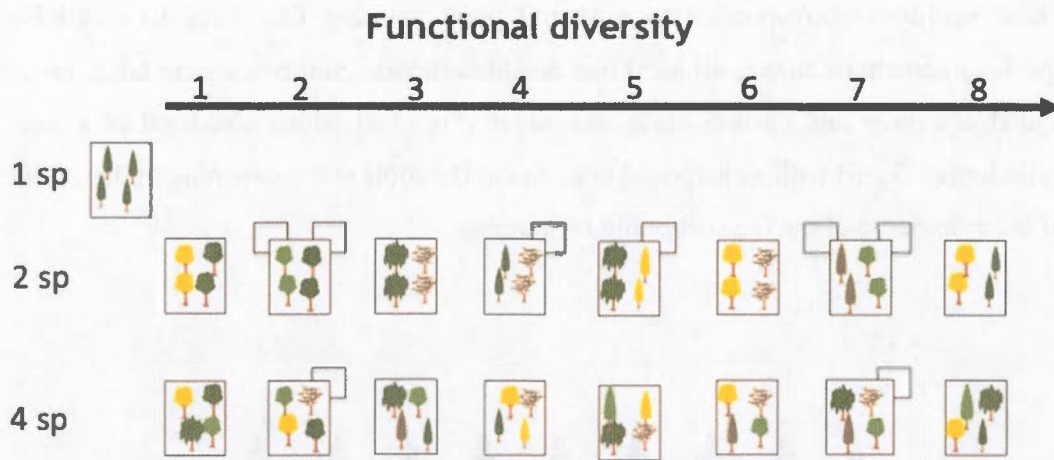


Figure 1.2 Schematic representation of the experimental design at MAC (Tobner *et al.*, 2013), with permission), depicting the degree of species richness and functional diversity (FD) levels. Replication of FDclass with different combinations of species is represented by smaller squares.

1.3.2 Root sampling

Root sampling was carried from 2-18 October 2012, a period known to be associated with maximum root production (Burke and Raynal, 1994). Five and three soil cores were sampled per plot in mixed communities and monocultures, respectively, to a depth of 40 cm. The first core was taken in the center of the plots (X1) and four others (X2 to X5) were taken in a cross shape around the first (Fig. 1.3). In the monocultures, soils were cored at the plot center and on either side (X1, X2 and X4).

These positions corresponded to a central point between four trees to maximise species interactions among all local tree neighbourhoods. Soil cores were taken using a sledgehammer and custom-made soil auger (Fig. 1.4) which consisted of a steel cylinder ($\varnothing = 7$ cm) with a sharpened edge to cut the roots and an opening in the center of the cylinder to allow the sectioning of samples.

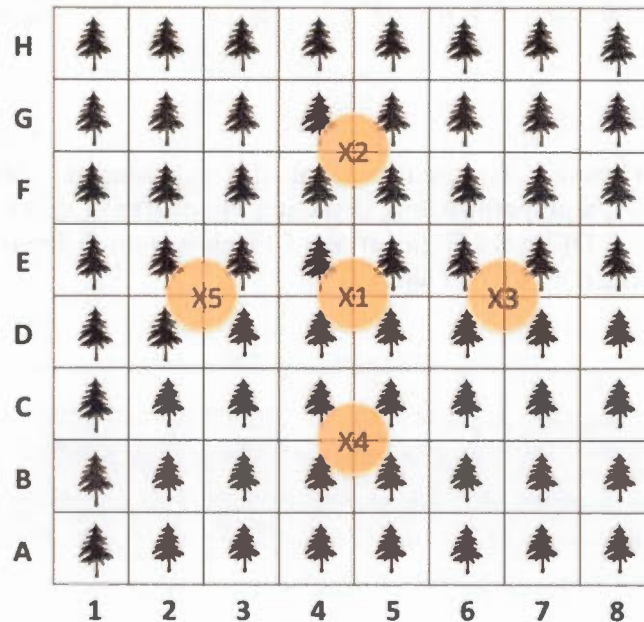


Figure 1.3 Sampling plan, where numbers and letters represent the coordinates of each individual tree, and the red disks represent the position of soil cores located at the center of four trees in monocultures (X1, X2 and X4) and mixed cultures (X1 to X5). One meter distance between each sample.



Figure 1.4 Custom-made soil auger and a sample segmented and transferred in bags according to the soil stratum.

Once the soil auger was extracted, each core was segmented into one of six soil strata (0-5, 5-10, 10-15, 15-20, 20-30 and 30-40 cm) and transferred into plastic bags. This division allowed for a better representation of the root distribution in a given volume of soil along the profile. Preliminary samplings in June 2012 led to a stratification at 10 cm intervals beyond 20 cm depth as the proportion of roots was very low or nonexistent. Due to the hot and dry summer, we nonetheless cored to a total depth of 40 cm in order to check for the presence of roots that can still play an important role at those depths during drier conditions.

All samples (one strata from one core) were immediately kept in a cold room after sampling in the field and frozen at -25°C within a few days until root washing and sorting. The washing and sorting of the roots was subsequently carried out during the summer and fall of 2013. A total of 624 soil cores were taken that comprised monocultures (144 cores) and each of the two- and four-species mixed cultures (280 and 200 cores, respectively). Each soil core was divided into 6 layers for a total of 3744 samples. Once the soil samples were thawed, roots were manually removed from the soil with a 4 mm sieve stacked over a 1 mm sieve where roots were then washed (Fisher Brand). The fine roots that were recovered (dead and alive) were washed with clean water and again with distilled water in order to remove any residue or remaining soil.

All 3744 samples were separated according to diameter ($< > 2\text{ mm}$). Most of the roots over 2 mm in diameter were anchor roots. All root samples extracted from the samples were dried at 60°C in an oven for a period of 72 hours and weighed (0.001 g) to obtain root density and the distribution (vertical organization), of the root biomass in space.

1.3.3 Data analysis

Firstly, the effect of species (SR) and functional diversity (FD) classes were tested on the response variables: percentiles (cm)- the depth at which were found 10, 25, 50, 75 and 90% of the total root biomass; vertical dispersion index (cm) – vertical spread of the central portion of root biomass (difference between 75th and 25th percentile); weighted mean depth (mean depth; variance = 4.21) - the vertical center of gravity of the roots (cm; Eq. 1.1); and fine root mean density (mean density; mg cm⁻³) at every layer. For ease of interpretation, the vertical dispersion index and percentiles, for which no diversity effect was found, were not presented, because the mean depth provides more information.

$$\text{weighted mean depth} = \frac{((BM_{0-5 \text{ cm}} * 2.5 \text{ cm}) + (BM_{5-10 \text{ cm}} * 7.5 \text{ cm}) + \dots + (BM_{30-40 \text{ cm}} * 35))}{BM_{0-40 \text{ cm}}}$$

(Eq 1.1)

where BM is root biomass (mg) at a given layer (cm), weighted by the center of that layer.

In order to verify if there was an effect of SR between community, a restricted maximum likelihood model (REML) was applied to test mean depth and mean density (n = 144) using the following structure :

$$Y' = \% \text{ sand} + \text{microtopography} + SR + \text{block (random)} + \varepsilon$$

(Model 1.1)

where Y' is the response variable (mean depth and mean density), % sand and microtopography are co-variables to account e.g. for differences in soil humidity, SR is species richness, and a term "ε" error.

Then another REML was applied on two and four species-mixtures (n = 96) to test for the effect of SR and FD classes. Monocultures were therefore excluded from further analysis (FD = 0). The second REML used the following structure :

$$Y' = \% \text{ sand} + \text{microtopography} + FD_{\text{class}} + SR + FD_{\text{class}} * SR + \text{block (random)} + \varepsilon$$

(Model 1.2)

Where Y' is the response variable (mean depth and mean density), the initially calculated functional diversity (FD_{class}), species richness (SR) and a term "ε" error. The interactions of each variable with the co-variables have been tested, but none were significant. They were therefore excluded from the model presented, for ease of interpretation.

Then we applied univariate (single trait), functional diversity (FD_t) and functional identity (CWM_t) on the same response variables in an effort to identify the traits responsible for observed diversity effects (where applicable). FD_t is linked to niche complementarity while CWM_t is linked to the selection effect (Roscher *et al.*, 2012). A third REML was applied with the following general structure:

$$Y' = \% \text{ sand} + \text{microtopography} + FD_1 + \dots + FD_t + CWM_1 + \dots + CWM_t + \text{bloc (random)} + \varepsilon$$

(Model 1.3)

where, Y is the response variable (mean depth and mean density), the functional diversity (FD_t) and community weighed means (CWM_t) of single traits t , and a term " ε " error.

First, all FD_t and CWM_t indices were entered into a stepwise regression to identify the diversity indices that had a significant effect on the mean depth and mean density. Thus, all traits (unique) indices FD_t and CWM_t were entered into the model. Only those having a significant effect on the response variable were selected for model 1.3.

Finally, to test if there was a net diversity effect associated with the root systems of our tree communities ($n = 96$), the proportional difference was calculated (Eq. 1.2; Loreau, 1998).

$$D_T = \frac{O_T - E_T}{E_T}$$

(Eq 1.2)

where D_T is the proportional deviation of the total root biomass (0 – 40 cm) of each mixture (i.e. the net biodiversity effect), O_T is the observed root biomass in each mixture, and E_T is the expected value estimated from the weighted average yields of the component monocultures (weighted by the initial relative abundance of species in mixture). A net diversity effect occurs if the species in mixtures have a higher or lower yield than their respective monocultures. D_T was validated by testing a 95% confidence interval to see if there was a significant deviation from zero (no effect of diversity). An ANOVA and a student test (t-test) were applied.

Statistical analyzes were performed using JMP 10.0 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

1.4 Results

1.4.1 Mean rooting depth and mean root density

Mean rooting depth ranged from 9.6 cm to 18.8 cm with mean rooting depths of 13.6 cm, 13.6 cm and 13.5 cm for monocultures, two and four-species mixture, respectively. Species diversity, functional diversity and their interactions with the co-variables had no effect on mean rooting depth (Table 1.1; Fig. 1.5) and , there was no difference between the mean depth for monoculture, two and four species-mixture. Maximum rooting depth could not be identified precisely because the soil core was sectioned in depth layers. However we observed a small amount (on average, less than 3 %) of fine roots in the 30 to 40 cm layer for all treatments.

Mean root densities ranged from 0.74 mg cm⁻³ to 1.73 mg cm⁻³ with mean root densities of 0.81 mg cm⁻³, 0.73 mg cm⁻³ and 0.78 mg cm⁻³ for monocultures, two and four-species mixture, respectively. We observed significant variations among monocultures, with density being higher in conifer compared to broadleaved trees. *Thuja occidentalis* had the highest density (1.48 mg cm⁻³) while *Larix laricina* had the lowest (0.73 mg cm⁻³) among conifers. As for broadleaved trees, *Quercus rubra* had the highest root density (0.82 mg cm⁻³) while *Acer saccharum* had the lowest (0.40 mg cm⁻³) of all species. Root density for the majority of species was two times higher at 0 to 15 cm depth than at 15 to 30 cm depth, but for two notable exceptions: *Thuja occidentalis* was three times higher in the first 15 cm depth than at 15 to 30 cm

depth while *Quercus rubra* showed no significant difference between depth. We observed a decrease of the root density with an increase of FDclass (Table 1.2; Fig. 1.6). There was also a positive effect of the soil texture (% sand) of plots on root density (Table 1.2).

Table 1.1 Summary of results for mean rooting depth (models 1.1 and 1.2). F-ratio, probability (*P*-value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 144 (model 1)		n = 96 (model 2)	
	F-ratio	<i>P</i> -value	F-ratio	<i>P</i> -value
% Sand	1.46	0.23	0.36	0.54
Microtopography	1.24	0.27	1.07	0.30
SR	~0	~1	~0	~1
FD _{class}	-	-	0.74	0.39
SR*FD	-	-	0.12	0.73
R^2 adjusted (%)	16		10	
Standard error	1.90		1.93	
Mean	13.6 cm		13.5 cm	

Table 1.2 Summary of results for mean root density (models 1.1 and 1.2). F-ratio, probability (*P*-value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 144 (model 1)		n = 96 (model 2)	
	F-ratio	<i>P</i> -value	F-ratio	<i>P</i> -value
% Sand	6.85	0.001 (+)	8.45	0.005 (+)
Microtopography	3.44	0.07 (+)	3.45	0.07 (+)
SR	1.40	0.25	0.92	0.34
FD _{1-8 class}	-	-	9.46	0.003 (-)
SR*FD	-	-	1.67	0.20
R^2 adjusted (%)	8		22	
Standard error	0.26		0.21	
Mean	0.77 mg cm ⁻³		0.75 mg cm ⁻³	

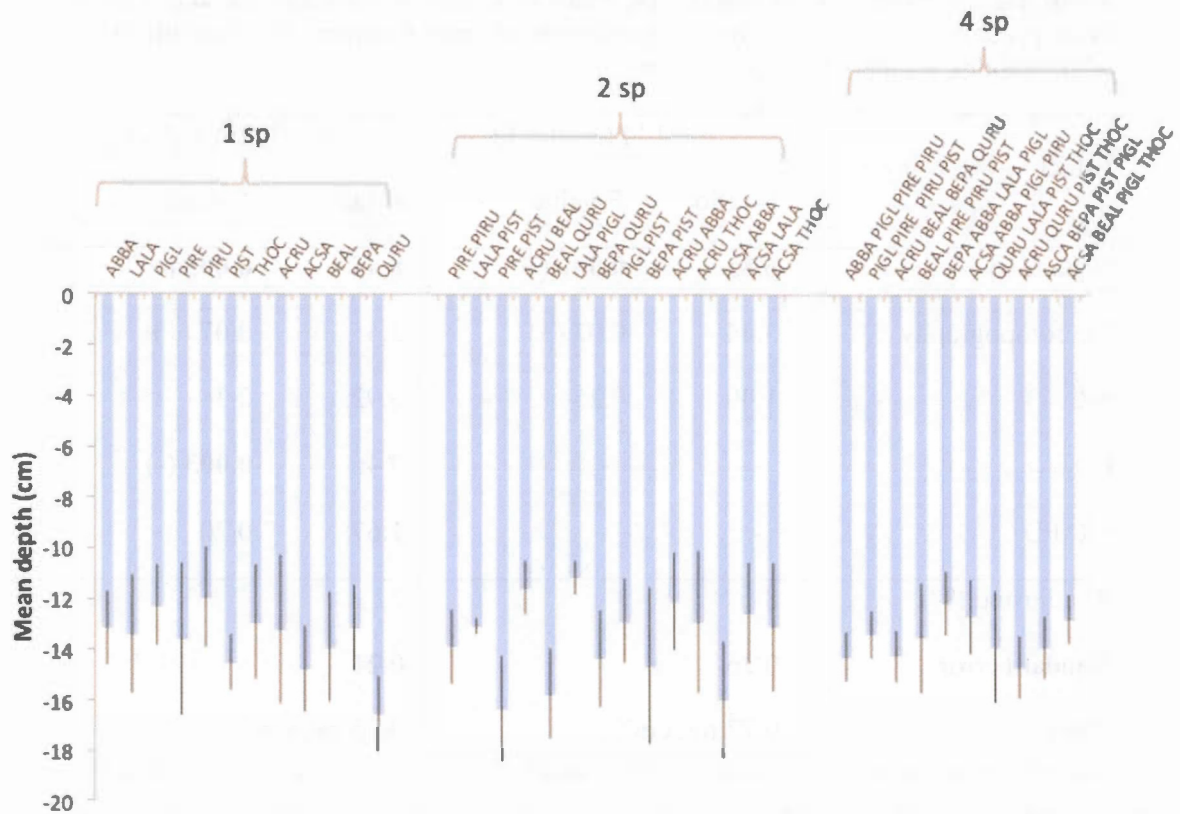


Figure 1.5 Histogram of the vertical root distribution for one, two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). Error bars are standard deviation. The weighted mean depth for all communities is 13.57 cm and 13.60 cm, 13.58 cm and 13.54 cm for monocultures of two and four species-mixture, respectively. ABBA - *Abies balsamea*, LALA - *Larix laricina*, PIGL - *Picea glauca*, PIRE - *Pinus resinosa*, PIRU - *Picea rubens*, PIST - *Pinus strobus*, THOC - *Thuja occidentalis*, ACRU - *Acer rubrum*, ACSA - *Acer saccharum*, BEAL - *Betula alleghaniensis*, BEPA - *Betula papyrifera* and QURU - *Quercus rubra*.

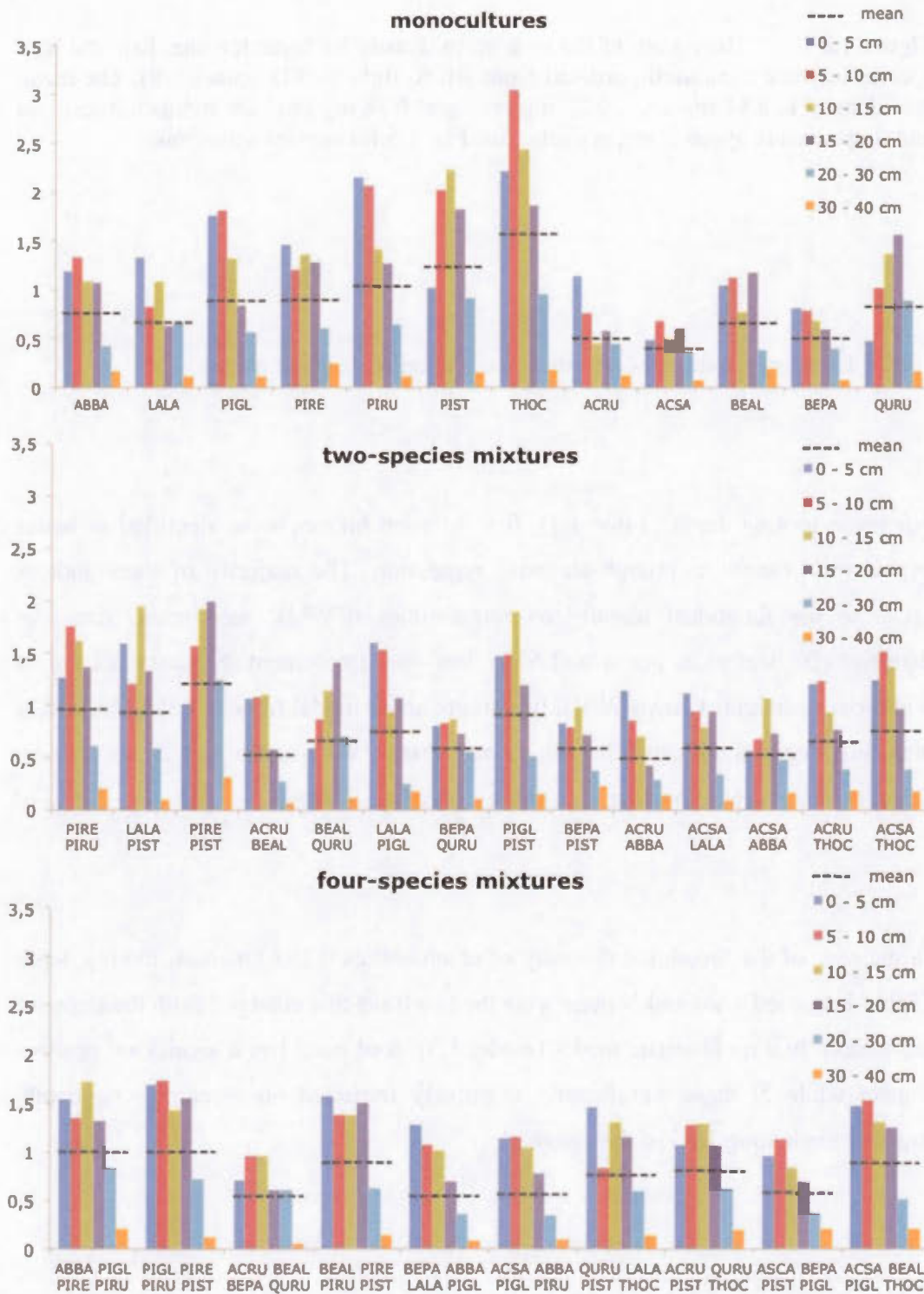
Mean Root density (mg cm^{-3})

Figure 1.6 Histogram of the root mean density by layer for one, two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). The mean root density is 0.81 mg cm^{-3} , 0.73 mg cm^{-3} and 0.78 mg cm^{-3} for monocultures, two and four-mixture species, respectively. See Fig. 1.5 for species acronyms.

1.4.2 Effect of functional diversity and community weighed means

For mean rooting depth (Table 1.3), five different indices were identified as better explanatory variables through stepwise regression. The majority of these indices relate to the functional identity of communities (CWM); seed mass, fine root diameter (D), leaf mass per area (LMA), leaf nitrogen content (N mass) and crown width/crown height (Crown W/H). In a multivariate model (model 1.3) LMA and N were no longer significant. SeedM, D and Crown W/H had a significant positive effect on mean depth, together explaining 37% of the variance.

In the case of the functional diversity of communities (FDt) for mean rooting depth (Table 1.4), seed mass and N mass were the two traits that emerged from the stepwise regression. In a multivariate model (model 1.3), seed mass had a significant positive impact while N mass significantly negatively impacted on mean rooting depth, together explaining 18% of the variance.

For mean root density (Table 1.5), the significant identity indices following stepwise regression were branching intensity (BI), fine root diameter (D), leaf mass per area (LMA), leaf area and drought tolerance (Drought tol). In a multivariate model (model 1.3), only leaf area had no effect on the mean root density while all other traits had a positive effect. We also observed a significantly positive effect of both environmental co-variables. Together, these CWM features explained 64% of the variance in mean root density.

Concerning functional identity for mean root density (Table 1.6), the stepwise regression identified fine root diameter (D), leaf mass per area (LMA), leaf nitrogen content (N mass) and shade tolerance (Sh tol) as significant. In a multivariate model (model 1.3), we observed a positive effect of the two environmental co-variable, D, LMA and Sh tol, whereas diversity in N mass and leaf area negatively impacted mean root density. Together, FD_t indices explained 56 % of the variance in mean root density.

Table 1.3 Summary of results for the mean rooting depth in relation of CWM indices (model 1.3). F-ratio, probability (*P*-value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 96	
	F-ratio	<i>P</i> -value
% Sand	0.27	0.61
Microtopography	1.50	0.22
CWM SeedM	12.75	0.0006 (+)
CWM D	6.73	0.01 (+)
CWM LMA	2.43	0.12
CWM Nmass	3.76	0.06 (+)
CWM crown W/H	16.02	0.0001 (+)
R^2 adjusted (%)	37	
Standard error	1.62	
Mean	13.5 cm	

Table 1.4 Summary of results for the mean rooting depth in relation of FD_t (model 1.3). F-ratio, probability (P -value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 96	
	F-ratio	P -value
% Sand	0.39	0.54
Microtopography	1.22	0.27
FDis SeedM	4.00	0.05 (+)
FDis Nmass	4.05	0.05 (-)
R^2 adjusted (%)	18	
Standard error	1.85	
Mean	13.5 cm	

Table 1.5 Summary of results for the mean root density in relation of CWM indices (model 1.3). F-ratio, probability (*P*-value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 96	
	F-ratio	<i>P</i> -value
% Sand	18.82	< 0.001 (+)
Microtopography	6.98	0.01 (+)
CWM BI	6.57	0.01 (+)
CWM D	62.00	< 0.001 (+)
CWM LMA	48.66	< 0.001 (+)
CWM Leaf area	0.35	0.56
CWM Drought tol	12.82	0.0006 (+)
R^2 adjusted (%)	64	
Standard error	0.14	
Mean	0.75 mg cm ⁻³	

Table 1.6 Summary of results for the mean root density in relation of FD_t (model 1.3). F-ratio, probability (*P*-value), adjusted coefficient of determination (R^2 adjusted) for the whole model, standard error and mean.

Effect	n = 96	
	F-ratio	<i>P</i> -value
% Sand	16.23	0.0001 (+)
Microtopography	5.50	0.02 (+)
FDis D	28.16	<0.001 (+)
FDis LMA	19.51	<0.001 (+)
FDis Nmass	21.75	<0.001 (-)
FDis Leaf Area	5.85	0.02 (-)
FDis Sh tol	12.39	0.0007 (+)
R^2 adjusted (%)	56	
Standard error	0.16	
Mean	0.75 mg cm ⁻³	

1.4.3 Net effect of biodiversity

There was an overall significant net negative diversity effect ($D_T = 0.076$) (Fig. 1.7) which translated into an average of 7.6 % reduction in total root biomass in mixtures with respect to monocultures. This effect was, however, not different between species

richness levels ($P = 0.83$). Two mixtures presented significant deviance in root biomass from that expected from their component monocultures at the 5% threshold (Fig. 1.7). The community composed of *Acer rubrum*, *Quercus rubra*, *Pinus strobus* and *Thuja occidentalis* produced significantly less (-21%) root biomass than expected. When *Pinus strobus* was in the presence of *Pinus resinosa*, another *Pinus*, we observed a positive trend of the net effect of biodiversity. These two species had a low FD index and produced 20 % more root biomass than their respective monoculture.

Three other communities showed negative trends of diversity effect (≤ 0.1) (*Betula papyrifera* - *Pinus strobus*; $P = 0.10$ and *Acer rubrum* - *Thuja occidentalis*; $P = 0.06$) and in another community of four species-mixture (*Quercus rubra* - *Larix laricina* - *Pinus strobus* - *Thuja occidentalis*; $P = 0.06$) (Fig. 1.7).

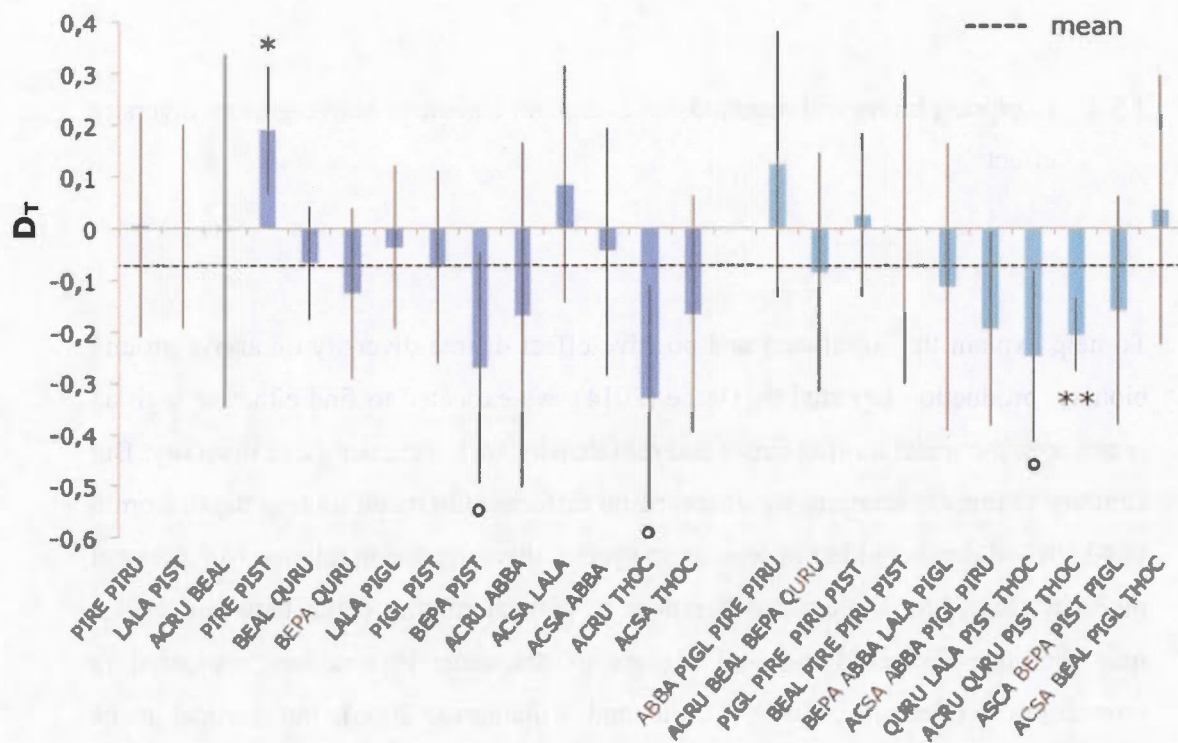


Figure 1.7 Net effect of biodiversity (D_T) on total root biomass (0 – 40 cm) by tree community for two and four species-mixture community ordered from left to right by FD (index 1-8). D_T were calculated on mean species biomass in each mixture. Error bars are standard deviation. Levels of significance are ** $P \leq 0.01$; * $P \leq 0.05$; ° $P \leq 0.1$. ABBA - *Abies balsamea*, LALA - *Larix laricina*, PIGL - *Picea glauca*, PIRE - *Pinus resinosa*, PIRU - *Picea rubens*, PIST - *Pinus strobus*, THOC - *Thuja occidentalis*, ACRU - *Acer rubrum*, ACSA - *Acer saccharum*, BEAL - *Betula alleghaniensis*, BEPA - *Betula papyrifera* and QURU - *Quercus rubra*.

1.5 Discussion

1.5.1 Exploring biological mechanisms to explain a positive above-ground diversity effect

To help explain the significant and positive effect of tree diversity on above-ground biomass production reported by Garbe (2014), we expected to find either or both an increase in the mean rooting depth and root density with increasing tree diversity. But contrary to our expectation, we observed no difference in mean rooting depth from 0 to 40 cm soil depth, neither in relation to species diversity nor in relation to functional diversity (Fig. 1.5). Expected differences in vertical rooting depth between species may facilitate increased use and capture of resources in mixtures compared to monocultures (Berendse, 1979 ; Bolte and Villanueva, 2006), but vertical niche segregation is not always observed (Meinen *et al.*, 2009). In two species mixtures, vertical stratification of fine root systems was reported when compared to monocultures in Norway spruce stands on different soil types (rich or poor) (Schmid and Kazda, 2002), in pure and mixed mature stands of spruce and beech (Bolte and Villanueva, 2006) or Douglas-fir and beech (Hendriks and Bianchi, 1995). Nonetheless, although we did not detect differences at the tree community level, our study documented rooting depth in field conditions for 12 North American tree species. We observed that nearly 50% of the fine roots were located in the first 13.5 cm of soil, and more than 75% of fine roots were located in the first 20 cm. This result supports similar previous findings by Meinen, Hertel and Leuschner (2009) who also observed 63-77% of the fine root biomass (0-40 cm soil profile) in the upper 20 cm for the fine root systems in 12 temperate deciduous forest stands in Central Europe.

Opposite to our original hypothesis, fine root density decreased, rather increased with increasing functional diversity of our tree communities (Fig. 1.6). We observed fewer roots in mixtures of high functional diversity than in monocultures and mixtures of low functional diversity. In contrast to our results, Meinen *et al.* (2009) did not observe differences in fine root biomass of temperate deciduous forest stands (soil profile 0-40 cm) along a diversity gradient. Other studies have shown that mixtures produced more fine roots in species-rich than in species-poor stands or monocultures (Hertel and Leuschner, 2002 ; Brassard *et al.*, 2011). To our knowledge, no other study has demonstrated an inverse relationship as we show here. Soil texture differences among plots, which may help explain soil humidity and soil compaction that in turn influence root growth patterns (Tobner, Paquette and Messier, 2013), explained some of the variation in our model with root density increasing with increasing percentage of sand but the overall model is weak (R^2 adjusted = 0.22, Table 1.2). Other co-variables that we may not have included like mycorrhizal associations or plant pathogen interactions may have improved our model (de Kroon *et al.*, 2012).

1.5.2 Plant functional traits driving mean rooting depth and root density patterns

Deeper rooting was achieved in plots dominated by species with large seeds, large fine roots and large canopies, normally associated with a slow-growth life-history

strategy such as with *Quercus rubra*, but the trend here was not clear (Table 1.3). We are cautious with the interpretation of these results as mean rooting depth did not differ significantly with diversity and few traits were involved in defining a functional identity pattern (Table 1.3 and 1.4).

Overall, mean density of roots was better related to functional traits of species (higher coefficients of determination) than for mean rooting depth. Functional traits driving mean density of roots included communities dominated by species with strongly branching roots (BI), fine roots with a larger diameter (D), high leaf mass area (LMA) and a high drought tolerance (Table 1.5). Whereas BI is associated with resource acquisition (Tobner, Paquette and Messier, 2013), the other traits are related to persistence and slow-growth life-history strategy (Westoby *et al.*, 2002 ; Tobner, Paquette and Messier, 2013 ; Reich, 2014). *Pinus* species were especially involved in producing positive species identity effects on root density whereas both *Betula* species were often associated with communities having produced lower than average root density.

Mean root density was also driven by the functional diversity of our communities (Table 1.6). Species-mixtures varying over a root economic spectrum (fine root diameter - D), the classic leaf economic and shade-tolerant/intolerant axis (Sh tol and LMA), produced more root biomass, which would be compatible with the idea that species of contrasting strategies compete less and induce complementarity (Tobner, Paquette and Messier, 2013). However communities with a greater variability in leaf area and especially leaf N, a leaf economic trait, produced less root biomass. Looking at variability along specific traits and trait spectra reveals a more complex story than first analyzed using our established functional diversity gradient (FD_{class}), as can be

observed on Figure 1.6, because some trait variation produced greater root density, whereas others produced less.

The overall net effect of diversity was negative (Figure 1.7), and the effect of established trait diversity (FD_{class}) was also negative (Table 1.2). We know also that some functional identity (rather than diversity) patterns were strong in determining overall root biomass production (Table 1.5). Interestingly, the traits involved in producing greater root density when diversified (positive effects in Table 1.6) were also among those significant identity traits (CWM; Table 1.5). The greater diversity effect noted for fine root diameter and LMA could thus be an artefact of the correlation between mean (CWM) and variance (FD_i) observed for these traits (not shown), where larger variances in trait value occur at the higher end of the average value axis. If so, the most important functional diversity effect would be that of contrasted leaf economic spectra (leaf N) producing less root biomass. This result agrees with the findings of Jacob, Hertel and Leuschner (2013) that showed a trend towards a negative diversity effect because fine root biomass tended to decrease in more diverse plots in a species-rich temperate broad-leaved forest. Studies of how diversity influences fine root growth are still few and contradictory, but our findings suggest that the hypothesis of higher root biomass in mixed forest stands needs to be reviewed.

1.5.3 Alternative hypotheses explaining our results

Positive effects of diversity on productivity and species coexistence are hypothesized to be favoured when resources such as nutrients are limiting growth (Warren, Topping and James, 2009 ; Steudel *et al.*, 2012 ; Wang *et al.*, 2013). Indeed, the spatial and temporal differences in the use of nutrients or nutrient species preferences could lead to complementarity (Forrester *et al.*, 2006 ; von Felten and Schmid, 2008). Paquette and Messier (2011) demonstrated for example that complementarity may be less important in temperate forests where the environment is more stable and productive, while in the more stressful environment of boreal forests, beneficial interspecific interactions may be more important. Comparing monocultures and mixtures of two species, several studies have found differences in the vertical distribution of fine roots between species and attributed this to competition (Hendriks and Bianchi, 1995 ; Rust and Savill, 2000 ; Schmid and Kazda, 2005). It can thus be expected that the intensity of competition is less in soils with a high nutrient availability, as is the case in our experiment, located on former high-yield agricultural soils, thus reducing the advantage of avoiding competition by niche differentiation and consequently could explain the under ground overall significant net negative diversity effect (mean 7.6 %, Fig. 1.7).

Spatial root distribution is governed by patchiness in soil resources such as water and nutrients. Experiments with annual plants have shown that a plant responds by fine root proliferation into zones of nutrient enrichment and water availability, thus producing a patchy fine root distribution (Facelli and Facelli, 2002 ; Linkohr *et al.*, 2002). Soil resources at our study site are probably not limiting for the moment because nutrients are abundant and drought is infrequent. The decrease in root density

with an increase of functional diversity in the same soil volume is probably due to resources that are distributed evenly in the soil because of repeated tilling of the formerly agricultural soil. Alternatively, this inverse pattern may also be explained by a selection effect in our mixtures, i.e. the local dominance of a particular species with a particular character that has a specific effect on the functioning of an ecosystem (Loreau *et al.*, 2001). Indeed, the presence of certain fast-growing species in our communities could lead to a selection effect. The positive diversity effect observed above ground were observed in communities composed of fast-growing deciduous species was largely due to selection effects (Garbe, 2014).

Trees are able to respond to a low nutrient availability by increasing the proportion of the annual production of biomass which is allocated to the production of fine roots, (Keyes and Grier, 1981). Some plant species can even search for new resources by penetrating into the deeper soil horizons (Gale and Grigal, 1987). Since below-ground resources (water and nutrients) at our site were not limiting, probably the allocation of annual biomass production was directed not towards the roots, but above-ground. This allocation could perhaps explain the low root density (Fig. 1.5 and 1.6) that led to a negative effect of diversity (Fig. 1.7) compared to what was observed above-ground in our tree communities (positive diversity effect) (Garbe, 2014). In other words, after four years of growth, our high-density tree communities (0.5 meter of each other) probably competed for resources above-ground (light) but not below-ground.

Since we could not identify fine roots to species, it is possible that although there was no difference in the total distribution of roots within the soil profile with diversity,

stratification between species still occurred (with e.g. one species staying at the surface while the other used deeper layers). As stated in our hypothesis (a greater or more intensive use of the soil volume by the root system will be observed in communities along an increasing diversity gradient), it is also possible that locally, within a defined volume of soils, roots were still partitioned using resources differently (for example through diverging traits). Here we explore two facilitation processes which might explain the observed results, most importantly the lesser root density found in more diverse tree communities.

The hydraulic lift, a facilitating process, is a passive transfer of water (and dissolved resources) by the roots from moist and deep soil layers to drier and superficial soil layers occurring at night (Richards and Caldwell, 1987). Today, more than 50 species have been listed as capable of hydraulic lift (Gill and Jackson, 2000). Hydraulic lift has ecological benefits for trees because it allows (1) the roots and associated mycorrhizal fungi to rehydrate and thus ensure their survival in the upper layers of dry soil (Domec *et al.*, 2004 ; Espeleta, West and Donovan, 2004), (2) for neighboring trees to use this extra water for transpiration (Dawson, 1996) and (3) for water balance of the ecosystem during water scarcity periods (Espeleta, West and Donovan, 2004). Although the summer of 2012 was a hot and dry summer and there was no significant difference in mean rooting depth, our diversified tree communities may have included species having the facilitation to lift water by their roots from moist and deep soil layers to drier and superficial soil layers.

Finally, complementarity may also be achieved via interactions with other trophic levels, such as mycorrhizal fungi. Diversified tree communities may create favorable conditions for a greater quantity or variety of mycorrhizal fungi in the respective

monocultures. Some tree species like *Larix*, *Picea* and *Pinus* benefit from arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (Yu, Egger and Peterson, 2001). Plant–AMF mutualism promotes plant–plant facilitations in a plant community. Mycorrhizal associations can result in a more efficient exploitation of the soil nutrients, thus influencing plant communities (Montesinos-Navarro *et al.*, 2012). We observed mycorrhizal fungi around fine roots, but these were not studied.

1.6 Conclusion

These are the first results on the root system from a biodiversity experiment with trees designed specifically to test the effects of functional diversity in tree communities, independent of species richness. We tested the hypotheses that an increase in root density and mean rooting depth could explain the net biodiversity effect reported in above-ground tree biomass (Garbe, 2014).

Our results showed rather a decrease in mean root density and no effect of mean rooting depth in relation to an increase in species or functional diversity. The decrease in the density of roots with increasing functional diversity was explained mainly by leaf economic traits (Nmass).

These new findings suggest that a more efficient capture and use of soil resources associated with declining allocation to the root system with increasing functional diversity in tree communities could be linked to the concept of complementary niches proposed by Loreau and Hector (2001). In nutrient rich soil conditions, such as in our study site, niche complementarity could result in better efficiency of below-ground resource use and consequently generates a negative diversity effect in terms of below-ground biomass allocation. The efficiency of resource use could be explained by reducing competition via niche partitioning, facilitating mechanisms (hydraulic lift) and even through other trophic levels (bacteria and fungi). Although we found no effect of biodiversity on rooting depth, it is still possible that in mixtures different tree species explored soil depth differently. However, we did not identify roots to the species level.

Studies on root biomass in relation with diversity effects are still scarce and controversial due to the many difficulties and limitations associated with studying roots. Our results confirm other studies (Lei, Scherer-Lorenzen and Bauhus, 2012 ; Domisch *et al.*, 2015) that have shown that positive tree diversity effects associated with above-ground biomass production are not necessarily linked with increased below ground root density or depth. Further studies should investigate the processes by which such decreased below-ground root density could benefit above-ground production of trees in mixed communities.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Comprendre et prédire les effets de la perte de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes est essentielle pour évaluer les conséquences sur les services rendus à l'humanité. La forêt est l'un des écosystèmes le plus important de la Terre puisqu'elle supporte près de 80% de la biodiversité terrestre en plus de fournir des services essentiels à l'humanité et de réguler le climat (FAO, 2010). La présente étude s'intéresse aux mécanismes biologiques associés aux racines fines des communautés d'arbres impliqués dans la relation des effets de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème.

L'objectif était d'étudier les patrons de croissance des racines fines (la profondeur d'enracinement, la densité des racines et des traits fonctionnels des plantes associés) de douze espèces d'arbres provenant des forêts tempérées d'Amérique du Nord plantés dans un dispositif expérimental qui sépare simultanément les effets de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle, afin d'évaluer un mécanisme possible pour expliquer les effets positifs de biodiversité rapportés sur la croissance aérienne des arbres. Ainsi, nous avons vérifié que dans des conditions uniformes et contrôlées, au niveau de la communauté, deux mécanismes biologiques liés à la complémentarité sont possibles. Nous nous attendions à observer une utilisation plus grande ou plus intensive du volume du sol par le système racinaire dans les communautés les plus diversifiées.

Pour ce faire, nous avons extrait les racines fines en fin de saison de croissance dans un profil de sol de 0-40 cm de profondeur dans des monocultures et des mélanges de deux et quatre espèces dans une expérience de la biodiversité avec des arbres. Nous avons ensuite testé la profondeur moyenne d'enracinement, la densité racinaire moyenne par rapport à la diversité spécifique et fonctionnelle avec un modèle de maximum de vraisemblance restreint (REML).

Les résultats de cette étude ont montrés (1) aucun effet de la richesse en espèces sur la profondeur moyenne d'enracinement et la densité moyenne racinaire (2) aucune différence dans la profondeur moyenne d'enracinement entre les monocultures et les mélanges de deux et quatre espèces, cependant (3) une diminution de la densité des racines avec une augmentation de la diversité fonctionnelle qui pouvait être expliqué principalement par les traits foliaires (surface foliaire spécifique (LMA) et le contenu en azote des feuilles (N_{mass}), Ces résultats contredisent l'hypothèse initiale qui prédisait que la profondeur et la densité d'enracinement seraient reliés positivement à la diversité fonctionnelle.

Ces résultats suggèrent qu'une capture et utilisation plus efficace des ressources du sol sont associées à une baisse de l'allocation de système racinaire avec l'augmentation de la diversité fonctionnelle dans les communautés d'arbres pourraient être liés à la notion de niches complémentaires proposées par Loreau and Hector (2001). Dans des conditions de sols riches, comme c'est le cas dans notre site d'étude, la complémentarité des niches pourrait entraîner une meilleure efficacité de l'utilisation des ressources du sol et conséquemment générer un effet négatif de la diversité en termes de répartition de la biomasse souterraine. L'efficacité de l'utilisation des ressources pourrait s'expliquer par la réduction de la compétition par

la partition de niche, la facilitation (ascenseur hydraulique) et même les effets bénéfiques apportés par une plus grande diversité des différents niveaux trophiques (bactéries et champignons). Bien que nous n'ayons pas trouvé d'effet de la biodiversité sur la profondeur d'enracinement, il est encore possible que dans les communautés diversifiées les différentes espèces d'arbres utilisent des profondeurs de sol différents. Cependant, nous n'avons pas été en mesure d'identifier les racines à l'espèce.

La présente recherche comporte toutefois ses limites. D'abord, les racines ont été mesurées à un moment précis et donc la dynamique de la production des racines au niveau annuel n'a pas été définie. Ceci limite nos analyses et conclusions quant à l'appréciation de ce qui se passe dans le sol par rapport à la productivité racinaire dans les peuplements diversifiés comparativement aux monocultures. L'identification des racines fines à l'espèce et des traits fonctionnels comme prévu initialement aurait sans aucun doute apporté énormément d'information pour comprendre le fonctionnement de ces mécanismes biologiques associés aux systèmes de racines des arbres (Bolte and Villanueva, 2006).

Quoique les objectifs aient été modifiés en cours de route en raison de l'ampleur de la charge de travail que cela représentait dans le cadre d'un projet de maîtrise, la présente étude a permis de contribuer à nos connaissances pour mieux comprendre l'impact de la perte de la biodiversité. De plus, elle s'ajoute au nombre limité d'études qui ont exploré les mécanismes biologiques impliqués dans les effets de la biodiversité (Cardinale *et al.*, 2011).

Malgré que l'étude des systèmes racinaires des arbres en milieu naturel soit limitée puisque leur excavation est difficile, leur importance dans les écosystèmes forestiers est non négligeable. Une meilleure compréhension du fonctionnement du système racinaire dans les études en lien avec la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes pourrait ainsi contribuer à améliorer notre compréhension sur le fonctionnement des mécanismes biologiques et mathématiques (effet de complémentarité et de sélection) responsables de l'assemblage de la communauté et de la coexistence des espèces dans les communautés diversifiées.

APPENDICE A

MÉTADONNÉES DE LA COLLECTE D'ÉCHANTILLON DU 1^{ER} AU 10 OCTOBRE 2012 DES RACINES FINES

Champs	Description	Valeurs possibles
Block :	Code du bloc	A-D
Plot :	Code sur le terrain de la placette	2N1, 2N2, 2N3, 2N4, 2N5, 2N6, 2N7, 2N8, 2NR2A, 2NR2B, 2NR4, 2NR5, 2NR7A, 2NR7B, 4N1, 4N2, 4N3, 4N4, 4N5, 4N6, 4N7, 4N8, 4NR2, 4NR7, ABBA, ACRU, ACSA, BEAL, BEPA, LALA, PIGL, PIRE, PIRU, PIST, QURU, THOC
Cell :	Échantillon (position de la carotte)	xC-5, xE-3, xE-5, xE-7, xG-5
Inv :	Numéro d'inventaire	1
Strata :	Profondeur strates (cm)	0-05, 05-10, 10-15, 15-20, 20-30, 30-40
DiamType :	Type de diamètres des racines (mm)	<2, >2,
CodeSp :	Code de l'espèce	ABBA, ACRU, ACSA, BEAL, BEPA,

	échantillonnée (nom abrégé)	LALA, PIGL, PIRE, PIRU, PIST, QURU, THOC
Sp :	Espèce échantillonnée	<i>Acer saccharum</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Betula alleghaniensis</i> , <i>Betula papyrifera</i> , <i>Quercus rubra</i> <i>Abies balsamea</i> , <i>Larix laricina</i> , <i>Pinus strobus</i> , <i>Pinus resinosa</i> , <i>Picea glauca</i> , <i>Picea rubens</i> and <i>Thuja occidentalis</i> .
Biomass :	Biomasse (g)	
Biomasse_WR :	Biomasse pour les traits racinaires, WinRhizo, (g)	
Length_sub :	Longueur (mm)	
AvgDiam :	Diamètre moyen (mm)	
Tips :	Nombre d'embranchement	
RootPieces :	Nombre de morceaux de racine	

BIBLIOGRAPHIE

- Ameztegui, A., Paquette, A., Messier, C. and Gravel, D. 2014. «Predicting tree life-histories based on functional traits : the role of shade tolerance as mediator». *In press*.
- Atkinson D. 2000. «Root Characteristics: Why and What to Measure». *In: Smit A, Bengough AG, Engels C, et al. (eds) Root Methods SE* - 1. Springer Berlin Heidelberg p.1-32.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. and Schmid, B. 2006. «Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services». *Ecol Lett*, vol. 9, no 10, p. 1146-1156.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M.I., Hungate, B.A. and Griffin, J.N. 2013. «Linking Biodiversity and Ecosystem Services: Current Uncertainties and the Necessary Next Steps». *BioScience*, vol. 64, no 1, p. 49-57.
- Berendse, F. 1979. «Competition Between Plant Populations with Different Rooting Depths». *Oecologia*, vol. 43, p. 19-26.
- Bolte, A. and Villanueva, I. 2006. «Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)». *European Journal of Forest Research*, vol. 125, no 1, p. 15-26.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H., Bergeron, Y. and Paré, D. 2011. «Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands». *Functional Ecology*, vol. 25, no 1, p. 238-246.

- Burke, M.K. and Raynal, D.J. 1994. «Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem». *Plant and Soil*, vol. 162, p. 161-172.
- Cadotte, M.W. 2011. «The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities». *Journal of Applied Ecology*, vol. 48, no 5, p. 1067-1069.
- Cairns, M.A., Brown, S., Helmer, E.H. and Baumgardner, G.A. 1997. «Root biomass allocation in the world's upland forests». *Oecologia*, vol. 1997, p. 1-11.
- Cardinale, B.J. 2012. «Impacts of biodiversity loss». *Science*, vol. 336, no 6081, p. 552-553.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. and Naeem, S. 2012. «Biodiversity loss and its impact on humanity». *Nature*, vol. 486, no 7401, p. 59-67.
- Cardinale, B.J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M.I. and Gonzalez, A. 2011. «The functional role of producer diversity in ecosystems». *Am J Bot*, vol. 98, no 3, p. 572-592.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M. and Weis, J.J. 2007. «Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 104, no 46, p. 18123-18128.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. and Zanne, A.E. 2009. «Towards a worldwide wood economics spectrum». *Ecol Lett*, vol. 12, no 4, p. 351-366.
- Dawson, T.E. 1996. «Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance and transpiration analyses: the roles of tree size and hydraulic lift». *Tree Physiology*, vol. 16, p. 263 - 272.

De Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J. and Thuiller, W. 2010. «The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth». *Journal of Vegetation Science*, vol. 21, no 5, p. 992-1000.

de Kroon, H., Hendriks, M., van Ruijven, J., Ravenek, J., Padilla, F.M., Jongejans, E., Visser, E.J.W. and Mommer, L. 2012. «Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity». *Journal of Ecology*, vol. 100, no 1, p. 6-15.

Díaz, S. and Cabido, M. 2001. «Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes». *TRENDS in Ecology & Evolution*, vol. 16, p. 646 - 655.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. and Robson, T.M. 2007. «Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 104, no 52, p. 20684-20689.

Díaz, S., Symstad, A.J., Stuart Chapin, F., Wardle, D.A. and Huenneke, L.F. 2003. «Functional diversity revealed by removal experiments». *TRENDS in Ecology & Evolution*, vol. 18, no 3, p. 140-146.

Domec, J.C., Warren, J.M., Meinzer, F.C., Brooks, J.R. and Coulombe, R. 2004. «Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution». *Oecologia*, vol. 141, no 1, p. 7-16.

Domisch, T., Finer, L., Dawud, S.M., Vesterdal, L. and Raulund-Rasmussen, K. 2015. «Does species richness affect fine root biomass and production in young forest plantations?». *Oecologia*, vol. 177, no 2, p. 581-594.

Eissenstat, D.M. 1991. «On the Relationship between Specific Root Length and the Rate of Root Proliferation: A Field Study Using Citrus Rootstocks». *New Phytologist*, vol. 118, no 1, p. 63-68.

- Espeleta, J.F., West, J.B. and Donovan, L.A. 2004. «Species-specific patterns of hydraulic lift in co-occurring adult trees and grasses in a sandhill community». *Oecologia*, vol. 138, no 3, p. 341-349.
- Ewel, J.J. and Mazzarino, M.J. 2008. «Competition from below for light and nutrients shifts productivity among tropical species». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, no 48, p. 18836-18841.
- Facelli, E. and Facelli, J.M. 2002. «Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution». *Oecologia*, vol. 133, no 1, p. 54-61.
- FAO. 2010. «Global Forest Resources Assessment 2010». *ROME*, p. 378.
- Fargione, J. and Tilman, D. 2005. «Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass». *Oecologia*, vol. 143, no 4, p. 598-606.
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J.H., Clark, C., Harpole, W.S., Knops, J.M., Reich, P.B. and Loreau, M. 2007. «From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment». *Proceeding of the Royal society Bioogical Sciences*, vol. 274, no 1611, p. 871-876.
- Fitter, A.H. 2005. «Darkness visible: reflections on underground ecology». *Journal of Ecology*, vol. 93, p. 231-243.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N. and Snyder, P.K. 2005. «Global consequences of land use». *Science*, vol. 309, no 5734, p. 570-574.
- Forrester, D.I., Cowie, A.L., Bauhus, J., Wood, J.T. and Forrester, R.I. 2006. «Effects of Changing the Supply of Nitrogen and Phosphorus on Growth and

Interactions between *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* in a Pot trial». *Plant and Soil*, vol. 280, no 1-2, p. 267-277.

Gale, M.R. and Grigal, D.F. 1987. «Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, p. 829 - 834.

Garbe, C.M. 2014. «Tree functional traits; Understanding their variation from intraspecific plasticity to the effects of trait diversity on ecosystem functioning». *PhD. Université du Québec à Montréal, Montréal*, p. 139.

Gill, R.A. and Jackson, R.B. 2000. «Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems». *New Phytologist*, vol. 147, p. 13-31.

Grime, J.P. 1998. «Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects». *Ecology*, vol. 86, p. 902 - 910.

Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V.C. and Hattenschwiler, S. 2014. «Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes». *Nature*, vol. 509, no 7499, p. 218-221.

Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S. and Schmid, B. 2002. «Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments». *Ecol Lett*, vol. 5, p. 502-511.

Helmisaari, H.-S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E. and Mälikönen, E. 2002. «Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland». *Forest Ecology and Management*, vol. 165, p. 317-326.

- Hendriks, C.M.A. and Bianchi, F.J.J.A. 1995. «Root density and root biomass in pure and mixed forest stands of Douglas-fir and Beech». *Netherlands Journal of Agricultural Science*, vol. 43, p. 321-331.
- Hertel, D. and Leuschner, C. 2002. «A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in *Fagus* - *Quercus* mixed forest». *Plant and Soil*, vol. 239, p. 237-251.
- Holling, C.S. 1973. «Resilience and Stability of Ecological Systems». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 4, p. 1-23.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L. and O'Connor, M.I. 2012. «A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change». *Nature*, vol. 486, no 7401, p. 105-108.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. and Wardle, D.A. 2005. «EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE». *Ecological Monographs*, vol. 75, no 1, p. 3-35.
- Jackson, R.B., J. Canadell, Ehleringer, J.R., H. A. Mooney, Sala, O.E. and Schulze, E.-D. 1996. «Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale». *Oecologia*, vol. 108, p. 583-595.
- Jacob, A., Hertel, D. and Leuschner, C. 2013. «On the significance of belowground overyielding in temperate mixed forests: separating species identity and species diversity effects». *Oikos*, vol. 122, no 3, p. 463-473.
- Keyes, M.R. and Grier, C.C. 1981. «Above- and below-grown net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 11, p. 599 - 605.

- Lavorel, S. and Garnier, E. 2002. «Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail». *Functional Ecology*, vol. 16, p. 545-556.
- Lei, P., Scherer-Lorenzen, M. and Bauhus, J. 2012. «The effect of tree species diversity on fine-root production in a young temperate forest». *Oecologia*, vol. 169, no 4, p. 1105-1115.
- Lei, X., Wang, W. and Peng, C. 2009. «Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 10, p. 1835-1847.
- Levin, S.A. 2005. «Self-organization and the Emergence of Complexity in Ecological Systems». *BioScience*, vol. 55, no 12, p. 1075-1079.
- Linkohr, B.I., Williamson, L.C., Fitter, A.H. and Leyser, H.M.O. 2002. «Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*». *The Plant Journal*, vol. 29, no 6, p. 751-760.
- Loreau, M. 1998. «Separating sampling and other effects in biodiversity experiments». *Oikos*, vol. 82, p. 600 - 602.
- Loreau, M. 2000. «Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances». *Oikos*, vol. 91.
- Loreau, M. and Hector, A. 2001. «Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments». *Nature*, vol. 412, p. 72-76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. and Wardle, D.A. 2001. «Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges». *Science*, vol. 294, no 5543, p. 804-808.

- Mamolos, A.P., Elisseou, K. and Veresoglou, D.S. 1995. «Depth of Root Activity of Coexisting Grassland Species in Relation to N and P Additions, Measured Using Nonradioactive Tracers». *Journal of Ecology*, vol. 83, no 4, p. 643-652.
- Mamolos, A.P. and Veresoglou, D.S. 2000. «Patterns of root activity and responses of species to nutrients in vegetation of fertile alluvial soil». *Plant Ecology*, vol. 148, p. 245-253.
- Meinen, C., Hertel, D. and Leuschner, C. 2009. «Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding?». *Oecologia*, vol. 161, no 1, p. 99-111.
- Meinen, C., Leuschner, C., Ryan, N.T. and Hertel, D. 2009. «No evidence of spatial root system segregation and elevated fine root biomass in multi-species temperate broad-leaved forests». *Trees*, vol. 23, no 5, p. 941-950.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., Mayfield, M.t.M., Pitman, A., Wood, J.T. and Westoby, M. 2007. «Global patterns in seed size». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, p. 109-116.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J.G., Valiente-Banuet, A. and Verdu, M. 2012. «The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi». *New Phytologist*, vol. 194, no 2, p. 536-547.
- Mulder, C.P., Uliassi, D.D. and Doak, D.F. 2001. «Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions». *Proceeding of the National Academy of Sciences*, vol. 98, no 12, p. 6704-6708.
- Nadrowski, N., Wirth, C. and Scherer-Lorenzen, M. 2010. «Is forest diversity driving ecosystem function and service?». *Current Opinion in Environmental Sustainability*, vol. 2, no 1-2, p. 75-79.
- Paquette, A. and Messier, C. 2011. «The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 20, no 1, p. 170-180.

- Pate, J.S. and Bell, T.L. 1999. «Application of the ecosystem mimic concept to the species-rich *Banksia* woodland of Western Australia». *Agroforestry System*, vol. 45, p. 303-341.
- Reich, P. 2014. «The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto». *Journal of Ecology*, vol. 102, p. 275-301.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. and Woodward, G. 2009. «Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research». *Trends Ecology and Evolution*, vol. 24, no 9, p. 505-514.
- Richards, J.H. and Caldwell, M.M. 1987. «Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots». *Oecologia*, vol. 73, p. 486-489.
- Rust, S. and Savill, P.S. 2000. «The root systems of *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica* and their competitive relationships». *Forestry*, vol. 73, no 5, p. 499-508.
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. and Loreau, M. 2014. «Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences». *Ecology*, vol. 95, no 9, p. 2479–2492.
- Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E., Don, A., Schumacher, J. and Weller, E. 2007. «Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE)». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 9, no 2, p. 53-70.
- Schmid, I. and Kazda, M. 2002. «Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils». *Forest Ecology and Management*, vol. 159, p. 37-47.

- Schmid, I. and Kazda, M. 2005. «Clustered root distribution in mature stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*». *Oecologia*, vol. 144, no 1, p. 25-31.
- Steudel, B., Hector, A., Friedl, T., Lofke, C., Lorenz, M., Wesche, M., Kessler, M. and Gessner, M. 2012. «Biodiversity effects on ecosystem functioning change along environmental stress gradients». *Ecol Lett*, vol. 15, no 12, p. 1397-1405.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. 1997. «The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes». *Science*, vol. 277, p. 1300-1302.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. and Lehman, C. 2001. «Diversity and productivity in a long-term grassland experiment». *Science*, vol. 294, no 5543, p. 843-845.
- Tobner, C.M., Paquette, A. and Messier, C. 2013. «Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species». *Front Plant Sci*, vol. 4, p. 242.
- Tobner, C.M., Paquette, A., Reich, P.B., Gravel, D. and Messier, C. 2013. «Advancing biodiversity-ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients». *Oecologia*, vol. 174, no 3, p. 609-621.
- Vila, M., Carrillo-Gavilan, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. and Trasobares, A. 2013. «Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production». *PLoS One*, vol. 8, no 2, p. e53530.
- Vitousek, P.M. 1997. «Human Domination of Earth's Ecosystems». *Science*, vol. 277, no 5325, p. 494-499.
- von Felten, S. and Schmid, B. 2008. «Complementarity among species in horizontal versus vertical rooting space». *Journal of Plant Ecology*, vol. 1, no 1, p. 33-41.

- Wang, J., Zhang, C.B., Chen, T. and Li, W.H. 2013. «From selection to complementarity: the shift along the abiotic stress gradient in a controlled biodiversity experiment». *Oecologia*, vol. 171, no 1, p. 227-235.
- Warren, J., Topping, C.J. and James, P. 2009. «A unifying evolutionary theory for the biomass–diversity–fertility relationship». *Theoretical Ecology*, vol. 2, no 2, p. 119-126.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. and Wright, I.J. 2002. «Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 33, p. 125-159.
- Yachi, S. and Loreau, M. 1999. «Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 96, no 4, p. 1463-1468.
- Yachi, S. and Loreau, M. 2007. «Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities». *Ecol Lett*, vol. 10, no 1, p. 54-62.
- Yu, T., Egger, K. and Peterson, L. 2001. «Ectendomycorrhizal associations - characteristics and functions». *Mycorrhiza*, vol. 11, no 4, p. 167-177.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H. and Reich, P.B. 2012. «Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis». *Journal of Ecology*, vol. 100, no 3, p. 742-749.